

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Departamento de Psicobiología



**ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS EN UNA ESPECIE DE
PRIMATE CON UN SISTEMA SOCIAL UNIMACHO-
MULTIHEMBRA : COERCIÓN SEXUAL Y COMPETICIÓN
ENTRE LAS HEMBRAS**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR**

Pablo Polo Rodrigo

Bajo la dirección del doctor

Fernando Colmenares Gil

Madrid, 2013



Universidad Complutense de Madrid

Facultad de Psicología

Estrategias reproductivas en una especie de primate con un sistema social unimacho-multihembra: coerción sexual y competición entre las hembras

Pablo Polo Rodrigo

Director: Dr. Fernando Colmenares Gil

Madrid, 2013

Tesis presentada por Pablo Polo Rodrigo para optar al grado de Doctor en Psicología por la Universidad Complutense de Madrid.

Fdo. Pablo Polo Rodrigo

Tesis dirigida por el doctor:

Fernando Colmenares Gil

Catedrático de Psicobiología

Universidad Complutense de Madrid

A Alba, Ángel y Presen.

Agradecimientos

Me gustaría agradecer a Fernando Colmenares por haberme ofrecido la oportunidad de llevar a cabo este proyecto, así como, por su paciencia, guía y trabajo durante todo este tiempo. A María Victoria Hernández-Lloreda y Rafael Lahoz-Beltrá por su participación, en el primer caso, en el estudio presentado en el capítulo 3, y en el segundo, en el estudio presentado en el capítulo 4. Al Zoo Aquarium de Madrid por su colaboración al facilitar el estudio de la colonia de babuinos alojada en sus instalaciones durante todo este tiempo. A Pilar Torres y a las diversas personas, anónimas para mí, que colaboraron con Fernando en el estudio longitudinal en la colonia de babuinos y sin cuyo trabajo en la recogida de datos este estudio no hubiese sido posible. A la Unidad de Instrumentación de la Facultad de Psicología, especialmente a Luis Franco y José Mauricio Florez de Uria, por todo el soporte y ayuda prestado. A los profesores Rosario Martínez Arias y Miguel Ángel García Pérez por sus consejos estadísticos. También me gustaría agradecer a mis compañeros de “aventuras”; Nerea, Carla, Patxi, Marieta y Gustavo, por sus comentarios, sugerencias, críticas y apoyo que me han ofrecido durante todo este tiempo.

Durante mi estancia en Londres fui muy bien acogido por los miembros del “*Centre for Research in Evolutionary and Environmental Anthropology*” de la Universidad de Roehampton a los que estoy muy agradecido, en especial a su directora, Ann MacLarnon, por todas las facilidades y por la oportunidad que me dieron de aprender junto a ellos.

Sin duda, muchas otras personas han influido de manera indirecta sobre la realización de este trabajo o en el camino que me ha llevado hasta aquí. En este sentido, quiero agradecer de forma especial el apoyo de mis amigos y mi familia durante todo este tiempo.

Esta Tesis ha sido financiada por una beca predoctoral de Formación de Profesorado Universitario otorgada a Pablo Polo por el Ministerio de Educación y Ciencia (AP2006-021). A su vez, ha sido parcialmente financiada por los proyectos SEJ2005-08789 y PSI2008-00526 del Ministerio de Ciencia y Tecnología y por el proyecto GR35/10-A-940813 de la Universidad Complutense de Madrid, todos ellos concedidos a Fernando Colmenares.

INDICE

Resumen	xi
Capítulo 1. Introducción general	
1. Sistemas sociales	3
1.1. Generalidades	3
1.2. Sistemas sociales en primates	5
1.2.1. Diversidad en sus componentes	5
1.2.2. Interacciones y relaciones sociales	7
2. Conflicto sexual	11
2.1. Definición, base genética, tipos y consecuencias evolutivas del conflicto sexual	11
2.2. Concepto de coerción sexual	15
2.3. La coerción sexual como tercer mecanismo de la selección sexual	18
2.4. Agresión coercitiva en primates: evidencia y problemática en su estudio ...	23
2.5. Estrategias de las hembras en primates frente a la coerción sexual	26
3. Sincronía reproductiva y estacionalidad	29
4. Especie de estudio	33
5. Objetivos generales del estudio	38
 Capítulo 2. Behavioural processes in social context: female abductions, male herding and female grooming in hamadryas baboons	
1. Introduction	45
2. Materials and methods	47
2.1 Baboons colony and setting	47
2.2 Subjects and study periods	47
2.3 Data collection and behavioural measures	47
2.4 Data analysis	47
3. Results	48
3.1 Male herding	48
3.2 Male grooming	48

3.3 Female grooming	48
3.4 Unit size	49
4. Discussion	50

Capítulo 3. Male takeovers are reproductively costly to females in hamadryas baboons: male coercion, male competition, or female competition?

1. Introduction	55
2. Material and methods	58
(a) Baboon colony and study sample	58
(b) Measuring reproductive success	58
(c) Data analysis	59
3. Results	60
(a) Inter-birth interval	60
(b) Time to conception	62
4. Discussion	63

Capítulo 4. Reproductive synchrony in hamadryas baboons: breeding seasonality and ovarian synchrony

1. Introduction	69
2. Material and methods	79
2.1 Baboon colony and study sample	79
2.2 Breeding seasonality	79
2.3 Ovarian synchrony	81
3. Results	83
3.1 Breeding seasonality	83
3.2 Ovarian synchrony	89
4. Discussion	92
4.1 Breeding seasonality	92
4.2 Ovarian synchrony	96

Capítulo 5. Discusión general

1. Consideraciones generales	103
2. Procesos comportamentales asociados al establecimiento del vínculo heterosexual en diadas con un fuerte dimorfismo sexual en tamaño y en un contexto social	104
3. Transferencia de hembras entre unidades sociales: ¿un caso de coerción sexual o de elección de pareja?	111
4. Sincronía reproductiva en los babuinos hamadríades	119
4.1 Sincronía ovárica	119
4.2 Estacionalidad reproductiva	126
 <i>Conclusiones</i>	 135
<i>Apéndice</i>	139
<i>Referencias</i>	141

RESUMEN

INTRODUCTION

Social life has evolved in several taxa as a result of selective pressures on individual strategies mainly related to food location and consumption, and to predatory avoidance (Clutton-Brock, 1989, 2009b; Crook et al., 1976; Dunbar, 1989; Fuentes, 2007). In these species, individuals are organized in groups that are fairly stable over time and whose members tend to remain together, sometimes during all of their lifespans (Bernstein y Williams, 1986; Eisenberg, 1983). Once group life has been selected for, the social environment has become an additional selective factor and, as a consequence, some of the behaviours exhibited by any individual reflect adaptive strategies, specific responses and stochastic occurrences to the social context that the individual has created and in which it finds itself (Fuentes, 2007; Kappeler y van Schaik, 2002). Therefore, the study of social context and patterns of social systems are indispensable to attempt broad-scale explanations for the occurrence of observed behaviours (Fuentes, 2007).

Social life does not come for free. There are costs related to disease transmission, predator attraction or inbreeding risk (Dunbar, 1988; Krause y Ruxton, 2002). Additionally, conspecific individuals share the same ecological niche and, as a result, conflicts of interests between the members of a social group are common place and they can occur over food, social and physical resources, in the context of the group's coordinated movement, in mother-infant relationships or between breeding partners (Bateson, 1994; Dunbar, 1988; King y Cowlishaw, 2009; Pusey y Packer, 1987; Smuts y Smuts, 1993). Ultimately, the members of a social group attempt to establish a network of cooperative relationships to optimize its fitness (Silk et al., 2003; Silk et al., 2009; Silk et al., 2010) whereas, at the same time, they need to manage conflictive situations with other group members or with the same individuals with whom they are engaged in cooperative relationships. Whether the relationship is mainly cooperative or agonistic, it can be considered as an individual's investment to obtain certain social commodities or to reduce the negative consequences derived from the conflict of interests (Kummer, 1979). Moreover, most of the social relationships established in a group entail both elements;

cooperation and competition (Hinde, 1983b; Sussman y Garber, 2007). And, certainly, intersexual relationships are not an exception (Arnqvist y Rowe, 2005a).

Males and females need to cooperate in order to breed and to obtain, both of them, an important benefit, however, the decisions and interests over many aspects of the reproduction, mainly mating decisions and parental investment, may diverge (Arnqvist y Rowe, 2005a; Chapman et al., 2003). This situation is known as sexual conflict and it was defined as the conflict between the evolutionary interests of individuals of the two sexes (Parker, 1979). When a sexual conflict is ongoing, the optimum value of the trait or outcome in conflict is different for each sex and it cannot be reached simultaneously creating a potential for a sexually antagonistic selection and a loss of fitness in at least one of the sexes (i.e. conflict load) (Lessells, 2006). The resolution of the conflict depends on the genetic characteristics of it and on the benefits, costs and feasibility of manipulative and resistance traits (Lessells, 2006). In an interlocus sexual conflict, the conflict occurs over the outcome of a male-female interaction that is determined by two different loci in each sex (i.e. locus A in males and locus B in females). In this scenario, males and females may evolve a suite of interacting and sexually antagonistic adaptations (i.e. manipulative and resistance strategies) that function to bias the outcome of interactions toward the evolutionary interest of the bearer leading to a sexually antagonistic coevolution between the sexes (Arnqvist y Rowe, 2005b; Lessells, 2006; Parker, 2006).

Some manipulative strategies have an additional deleterious cost that reduces the fitness in the other sex over and above the conflict load. This cost is known as harm and it can emerge as a collateral effect from the manipulative strategy (collateral harm) or it can be a necessary component of the manipulative trait (adaptive harm). In both cases, the other sex may develop strategies to reduce the harm but these strategies will have different evolutionary consequences since, in the first case, they do not affect the conflict's outcome (palliative adaptation) whereas, in the second case, they reduce both the harm and the conflict load (antagonistic adaptation). In other words, whereas palliative adaptations benefit both sexes, antagonistic adaptations may cause an exaggeration in the manipulative trait favouring a sexually antagonistic coevolution (Lessells, 2006; Watson-Capps, 2009).

One of the most striking behavioural expressions of sexual conflict is coercion, which includes infanticide. It was early documented in primates (Hrdy, 1979) and Smuts & Smuts (1993) defined it as “use by a male of force, or threat of force, that functions to increase the chances that a female will mate with him at a time when she is likely to be fertile, and to decrease the chances that she will mate with other males, at some cost to the female” (p. 2-3). According to that definition, coercion is a male manipulative strategy, entailing a harm that constrains female reproductive decisions. In addition, coercion is a mechanism that skews mating toward males that exhibit the trait (Watson-Capps, 2009). Hence, sexual coercion and mate choice are both mechanisms of mating bias and the coevolutionary dynamics between a preference, in the case of mate choice, and a resistance, in the case of sexual coercion, with a male trait can be described with similar or even the same models (Arnqvist y Rowe, 2005b; Chapman et al., 2003). That has led some authors to consider both processes as opposite poles of the same phenomenon since resistance can be modeled as a negative preference (Gavrilets et al., 2001; Kokko et al., 2003). However, the underlying selective pressures are different for each mechanism; in mate choice the preferred trait in one sex is related to direct or indirect benefits to the other sex whereas in sexual coercion the male trait is costly to females (Andersson y Simmons, 2006; Parker, 2006). According to this contrast, the distinction between preference and resistance is meaningful and, consequently, sexual coercion should be considered a third mechanism of sexual selection together with mate choice and intrasexual competition (Clutton-Brock y Parker, 1995; Muller et al., 2009b; Watson-Capps, 2009).

Sexual coercion represents an important evolutionary force that may constrain female movements and, therefore, their social relationships. It skews mating, affecting female preferences, and the harm inherent to coercive strategies may facilitate the occurrence of continuous and irresolvable processes of sexually antagonistic coevolution generating changes in life history parameters and in morphological, physiological and behavioural traits as a result of palliative or antagonistic adaptations (Clutton-Brock y Parker, 1995; Rice, 1996; Stumpf et al., 2011; Watson-Capps, 2009).

OBJECTIVES

The order Primates contains highly social species whose members spend their entire lives or most of them embedded in social groups (Campbell et al., 2007). The members of

these groups establish and maintain highly differentiated and complex social relationships in which, at least in Old World Monkeys, social grooming plays an important role in sustain them (Dunbar y Shultz, 2010). In addition, primates, in general, are long-lived creatures with slow life histories, that is, with extended lactation periods that usually exceed gestation lengths and low reproductive rates (Kappeler et al., 2003). This suite of characteristics favours the adaptive use of infanticide by males (van Schaik, 2000). At the same time, the high cost associated with infant loss establishes a selective advantage for females to develop counterstrategies against male infanticide that may precipitate a series of antagonistic coevolutionary events that may include female promiscuity and male coercion (Clarke et al., 2009). Despite the fact that intersexual aggression (by males) is a common phenomenon in the order (Smuts y Smuts, 1993), the function of these aggressions has been only systematically studied in recent times (e.g. Campbell, 2003; Knott et al., 2010; Muller et al., 2007; Muller y Wrangham, 2009; Sicotte, 2002; Soltis et al., 1997; Slater et al., 2008; Stumpf y Boesch, 2010; Teichroeb y Sicotte, 2010). Two circumstances, related to primates' long lifespan and their organization in very stable social groups, could have hampered these studies. On the one hand, coercion may be used as a long-term strategy, therefore, the mating consequences of some aggressions will be delayed in time (Wrangham y Muller, 2009). On the other hand, long-term studies are needed to assess the fitness costs associated with coercive strategies and since these are often unavailable, these costs are frequently evaluated through physical injuries, estimated loss in foraging time and energy or through the physiological effects caused by aggression (Knott, 2009; Muller et al., 2007; Robbins, 2009; Slater et al., 2008; Swedell y Schreier, 2009). Although these factors may represent useful estimators of the fitness costs (e.g. Sapolsky, 2005), it would be more appropriate to investigate the consequences of this aggression on some of the components of female reproductive success.

Among all the potential situations in which individuals face a conflict of interests, their establishment in new groups represents an interesting context to investigate bond formation in a complex scenario in which instances of intra and intersexual conflict may emerge (Pusey y Packer, 1987). Although uncommon in mammals (Clutton-Brock, 1989), female dispersal among social units occurs in several primate species (Pusey y Packer, 1987). Females in the new groups have to compete with resident females for the access to food and social resources, including the reproductive access to male/s (Kahlenberg et al., 2008a; Nitsch et al., 2011). Moreover, immigrant females may have interests in conflict

with resident males when they move into the group with dependent offspring (Robbins et al., 2009). The general goal of this study is to investigate the behavioural patterns, fitness and evolutionary consequences of bond formation between heterosexual partners during female dispersal, in which a conflict of interest between the dyad (i.e. sexual conflict) and between immigrant females and resident ones (i.e. intrasexual competition) are likely to occur.

These research issues were studied in hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*). Hamadryas baboons are organized in multilevel societies whose basic social and reproductive unit is the one male unit (OMU) (Kummer, 1968). Males and females usually disperse from their natal units around puberty (primary dispersal) and females often change OMUs several times during adulthood (secondary dispersal) (Colmenares, 2004). The transfers of females between reproductive units are generally mediated by male takeovers during which male-male competition and aggression are common (Swedell et al., 2011). In addition, challenging males exhibit increased rates of aggression (i.e. herding) toward the female that is being transferred and the function of this aggression is thought to condition female behaviour to follow and interact with them (conditioning hypothesis) (Swedell y Schreier, 2009). Accordingly, female transfers between reproductive units would represent a coercive strategy (sequestration) rather than a female reproductive strategy (sequestration hypothesis). Finally, if coercion plays an important role in hamadryas society females are expected to have evolved strategies to counteract the harm produced by males, whether they are palliative or antagonistic adaptations.

In chapter 2 of this study, we investigated the behavioural patterns in bond formation between the transferred female and its new unit male in a social context. In accordance with the conditioning hypothesis, we expected increased rates of male herding directed towards abducted females (i.e. new acquired females). In response, abducted females should groom their new males in higher rates to appease them and to hasten bond formation (grooming-as-appeasement hypothesis). And finally, the social context and, concretely, the amount of interfemale competition within OMUs, assessed by OMUs size, is expected to modulate bond formation.

In chapter 3, we tested the sequestration hypothesis. If female transfers are the result of a male coercive strategy then they should be costly to females. We assessed this cost

by investigating whether female transfers impact on the length of their interbirth interval (IBI). We compared the time to conception in abducted females versus uninvolved (i.e. resident females that did not receive in its OMU an abducted female during the IBI considered) and involved females (i.e. resident females that received one or more abducted females in its OMU during the IBI considered).

Finally, in chapter 4 we investigated whether hamadryas females facultatively adjust the duration of their ovarian cycles in response to the demographic context in order to reduce male coercive control. According to compromise models, male monopolization potential is reduced when females in the group overlap their fertile phases (Ostner et al., 2008; Ridley, 1986). Consequently, we predicted that hamadryas females should synchronize their ovarian cycles to reduce male herding and coercive control. However, a high degree of synchronization may compromise female reproductive success since interfemale competition for male access is increased (Nitsch et al., 2011; Zinner et al., 1994). If the costs of female competence are higher than the costs of male coercion in larger OMUs, we predicted that females should synchronize their cycles in small OMUs to reduce male coercion and they should evict to overlap their fertile phases in larger OMUs to reduce female competence. Additionally, in chapter 4 we studied another type of reproductive synchrony, namely, breeding seasonality (Lindburg, 1987). The characteristics of our study colony provided a good opportunity to explore the direct effects of weather variables, specifically, photoperiod, rainfall, and temperature on the distribution of several life-history patterns, including age at menarchy, conceptions, births and resumptions of ovarian cycles in absence of annual variation in food abundance, that it is thought to be the major determinant of seasonal distribution in the reproductive events in a species that adjusts them according to internal cues (i.e. capital breeders) (Brockman y van Schaik, 2005a).

RESULTS

In relation to the behavioural patterns during bond formation, the major determinant of herding rates received by females was the interaction between female status (abducted *vs* resident) and study period (before *vs* after the abductions) that accounted for 30.3 % of the total variance. Unit size was the other determinant of herding rates and explained 4.6 % of the total variance. When we explored the interaction, we found that abducted females were herded more frequently after the abductions than before. In addition, the

rates of herding they received were higher than those received by resident females that were similarly herded in both periods. The major determinant of female grooming directed to the unit male was a 3-way interaction between female status, unit size, and period that accounted for 24.9% of the total variance. When we explored the interaction, we found that in period II, compared to resident females and after controlling for the effect of unit size, abducted females spent more time grooming their new males. In addition, grooming rates directed by females were positively correlated with herding rates received by them but only in period II. As we already mentioned, the unit size is a minor but significant determinant of male herding rates and in interaction with period and female status is a determinant of female grooming. In the first case, females in larger OMUs were less herded and in the second case, only resident females during period II groomed less their males in larger OMUs.

In relation to the fitness consequences of female transfers, the results show a significant effect of infant survival and female status on the length of IBIs. According to the model's estimations, the IBIs were 5.96 months longer on average when females succeeded in weaning their infants. And, more relevant, regardless of the infant survival, the IBIs of abducted females were 3.57 months longer than were the IBIs of involved females and 3.75 months longer than were IBIs of uninvolved females. In contrast, the length of IBIs of involved females did not differ from those of uninvolved ones. On the other hand, time to conception was determined by female status and female age. According to the model's estimations, abducted females took an extra 2.81 months to conceive compared to involved females and 3.27 months longer than uninvolved females, when these differences were evaluated at the mean female age. Differences between involved and uninvolved females were not statistically significant. Time to conception was longer with increasing female age.

Females in our study population did not synchronize nor desynchronize their ovarian cycles in a systematic pattern within OMUs nor according to the number of females simultaneously in cycling. From the 23 OMUs analysed, in 14 of them the patterns found during all their tenures were those expected by chance. Conversely, in only 3 OMUs the patterns were different from randomness during all their tenures. Asynchronous patterns were found in two of them and a synchrony pattern was found in the other. In the remaining 6 OMUs the patterns found during their tenures were heterogeneous including random, synchrony and/or asynchrony patterns. Moreover, if we consider the results

according to the number of females simultaneously in cycling, we found that the predominant pattern was the random pattern for any number of females simultaneously in the cycling phase.

Finally, the reproductive events were not restricted to any particular period of the year but their distributions were not uniform. Conceptions and menarches were clustered around the 10th of June and were positively correlated with insolation (a proxy for photoperiod) and with minimum mean monthly temperatures. Additionally, menarches were positively correlated with maximum mean monthly temperatures. Births were clustered around the 27th of November, approximately six months after the peak in conceptions, and they were positively correlated with rainfall and negatively with insolation. And resumptions of ovarian cycles were centered on 27th of April and they were not correlated with any of the climate factors analysed.

DISCUSSION

Males and females diverge in their behavioural patterns during bond formation. Whereas the major component in male behaviour was aggression (i.e. herding), female behaviour was characterized by increased levels of grooming. On the one hand, abducted females received increased rates of aggression in their new units compared to resident females and compared to the rates received in their former units lending support to the conditioning hypothesis. However, male takeovers are complex processes in which intrasexual and intersexual competition are involved (Swedell y Schreier, 2009) and, consequently, the increased rates of herding around them may be collaterally derived from male-male competition (male competition hypothesis). Two lines of evidence support the conditioning hypothesis in detriment of the male competition hypothesis. First, the aggression directed to abducted females was not merely the consequence of a close spatial relationship between both individuals; in consequence, males in our study seem to exclusively target abducted females. And second, regained females by a former leader, with whom they have developed a relationship, do not receive increased levels of herding (Pines y Swedell, 2011). On the other hand, abducted females groomed in higher rates their new males compared to resident females and compared to their levels before the transfers. In addition, this grooming is related to the amount of aggression received by females after transfers. Together, these results lend support to the grooming-as-appeasement hypothesis. If the nature of the aggression received by females is mainly

coercive, as we argue, then female grooming may reduce the likelihood of male future aggressions speeding up the bond formation. In this case, female grooming would be a palliative adaption since it reduces the negative consequences of male coercion without altering the result of the conflict.

The transfer process does not occur in a social vacuum and, as a consequence, we suggested that bond formation will be affected by social context and, particularly, by the level of female competition within OMUs. However, our results do not clearly show an effect of female competition on bond formation. Apparently, the abductions increase female competition in all OMUs, including those that did not receive abducted females, however, abducted females escaped from this competition since their grooming rates were higher than those of resident females and independent of unit size. We postulate that male intervention in female conflicts (Watts et al., 2000; Zaragoza y Colmenares, 2005) may favour abducted females in order to prevent their eviction as it has been documented in other polygynous species (Watts, 1991; Watts, 1997). This would explain why grooming rates in abducted females were not affected by unit size.

In relation to the ultimate consequences of female transfers, we found that this process was costly to the abducted females since they took more time to conceive and, consequently, exhibited longer IBIs than involved and uninvolved females. We suggest that this cost is related to male aggression. First, only the abducted females receive higher aggression rates during male takeovers (Swedell y Schreier, 2009; this study) and only the IBIs of these females were extended during these processes. And second, another potential source of female costs during abductions, i.e., female competition, was not a significant predictor neither of the time to conception nor of the length of the IBI. However, the long-term consequences of female transfers were not evaluated and it could be the case that females benefit from takeovers in the long-term, for instance, if the new male is a better protector or provides access to better food resources, despite the short-term costs. In this case, male aggression during takeovers could be characterized as an attractive trait to females. Nevertheless, long-term net benefits from transfers do not preclude the occurrence of a genuine sexual conflict if female preferences are constrained. Ultimately, detailed studies, in which takeovers in different contexts are identified and analysed, are required to answer definitively the question about the nature of male aggression during takeovers, however, based on the present empirical evidence, that suggest that female mate choice is highly limited in hamadryas society (Swedell y

Saunders, 2006), we postulate that aggression during takeovers represents mainly a coercive male strategy and, consequently, female transfers would represent an instance of sequestration rather than a female reproductive strategy.

The costs associated with male coercion may cause an evolutionary response in females that could develop either counterstrategies to overcome coercive manipulation or palliative adaptations to reduce the harm (Lessells, 2006). We investigated whether hamadryas baboons facultatively adjust their ovarian cycles as a counterstrategy to coercion and we did not find evidence to support that suggestion. Females neither synchronized their cycles to reduce male coercion nor adjusted its duration in response to demographic context (i.e. number of females within the OMU) to reduce interfemale competition in larger OMUs and to reduce coercion in smaller ones. These results are in accordance with a recent study in hamadryas (Tobler et al., 2010) and with the general trend found in primate studies that have failed to find evidence of ovarian synchrony (Monfort et al., 1996; Setchell et al., 2011; Strassmann, 1997; Yang y Schank, 2006; Ziomkiewicz, 2006). Indeed, a recent study claims that synchrony and asynchrony patterns could emerge as a result of the population dynamic (Clarke et al., 2012). The patterns different from randomness found in our study could be merely the consequence of the population dynamics, although, a facultatively adjustment of the ovarian cycles under some unidentified social context is also possible.

Finally, age at menarche, conceptions, births and resumptions of ovarian cycles were unevenly distributed across the year. Age at menarche and conceptions were more frequent in months with higher mean minimum temperatures. Low temperatures are associated with thermoregulatory costs and its annual variation may influence energy balance and the distribution of reproductive events (Bronson, 2009; Elizondo, 1977), even more, when energy income is assume to be fairly constant around the year. In addition, conceptions and menarches were more frequent in months with higher mean insolation, a proxy for photoperiod. Photoperiod is a pervasive cue used by many organisms to adaptively match their reproductive cycles to environmental conditions (Bradshaw y Holzapfel, 2007). Although, it is thought that in non-seasonal mammals and in capital breeder primates photoperiod does not influence reproductive timing (Brockman y van Schaik, 2005a; Bronson, 1995) our results indicate that in some circumstances capital breeders may show some photoperiod responsiveness. However, we suggest that this response would lack any adaptive significance and could have arisen if some reminiscent

response to melatonin levels remains in the gonadotrophin regulatory mechanism. In sum, we found evidence that conceptions and menarches were determined by climatic factors, however, since insolation and monthly mean daily minimum temperatures were also correlated we were unable to determine if both factors were affecting the distribution of menarches and conceptions or if one of the effects appeared spuriously as a consequence of this correlation. Births were negatively correlated with insolation and positively correlated with rainfall. However, this unevenly distribution is best explained by the unevenly distribution of conceptions. In our study, births were more frequent in winter when the rainfall was higher but, according to the thermal gradient, when the cost of thermoregulation was also high. As a consequence, it seems unlikely that photoperiod was used to adaptively match the time of births. Lastly, resumptions of ovarian cycles were not correlated with any climatic factor. Its seasonal peak would be the consequence of the seasonal pattern of conceptions and births.

Capítulo 1

Introducción general

1. Sistemas sociales

1.1 Generalidades

La distribución de los organismos en el espacio y en el tiempo no suele ser aleatoria, sino que responde a la distribución y a la abundancia espacial y temporal tanto de factores abióticos como bióticos del ambiente (Begon et al., 1996). Parte del ambiente biótico de un individuo está representado por los organismos de su misma especie (i.e. individuos conespecíficos), los cuales suelen constituir un factor importante ya que comparten el mismo nicho ecológico y, por tanto, son competidores por los mismos recursos, ya sean tróficos, físicos o sociales (e.g. alimento, refugio, lugares de cría, parejas reproductoras) (Barnard, 2004; Begon et al., 1996; Stockley y Bro-Jørgensen, 2011). Sin embargo, en numerosas especies, los organismos se agrupan en formaciones cuya duración y propiedades varían (Krause y Ruxton, 2002). En ocasiones, las agrupaciones se producen exclusivamente por la atracción común de los individuos hacia un elemento ambiental (e.g. recursos tróficos). Estos grupos se conocen con el nombre de agregaciones y son formaciones temporales sin una composición estable de sus miembros, en las que los individuos no coordinan sus movimientos y donde las interacciones que se producen entre ellos están poco o nada diferenciadas, originándose principalmente por la necesidad de gestionar la proximidad espacial (Bernstein y Williams, 1986; Eisenberg, 1983). En otros casos, en cambio, los individuos se agrupan en formaciones con una estabilidad temporal que suele sobrepasar la vida de los individuos que las forman y que poseen una cierta estabilidad en su composición. En estos grupos, las interacciones que se producen entre sus miembros se encuentran estructuradas y bien diferenciadas, dando lugar a los llamados sistemas sociales (Bernstein y Williams, 1986; Eisenberg, 1983).

De manera general, podemos decir que los sistemas sociales están compuestos por un conjunto de individuos de la misma especie que se asocian de manera espacial a lo largo de un tiempo más o menos prolongado durante el cual intercambian ciertos comportamientos, entre los que se incluyen la comunicación y coordinación de actividades, y en los que se produce un reconocimiento de los miembros que forman el grupo en relación con los factores externos a éste (Bernstein y Williams, 1986; Colmenares, 2002). Por tanto, los elementos fundamentales de todo sistema social son los individuos que lo forman y las interacciones que se producen entre ellos (Colmenares,

2002). De manera más específica, podemos describir un sistema social a partir de sus componentes. Habitualmente, los autores reconocen tres componentes distintos que forman parte de todo sistema social: la organización social, la estructura social y el sistema de apareamiento (Fuentes, 2007; Kappeler y van Schaik, 2002; Rowell, 1993; Struhsaker, 1969). La organización social hace referencia a la demografía y a los patrones de agrupamiento de los individuos incluyendo variables como el tamaño del grupo, la ratio sexual adulta o la cohesión espaciotemporal de los individuos. La estructura social viene definida por el contenido, la cualidad y la estructura temporal de las relaciones que ocurren en un sistema social en un momento determinado, lo que a su vez está determinado por el contenido, la cualidad y la estructura temporal de las interacciones que se producen entre los individuos del grupo social (Hinde, 1976). Por último, el sistema de apareamiento describe el subgrupo de individuos que intercambian comportamientos sexuales y que se aparean, además de describir las consecuencias para la reproducción de dichas interacciones. De esta manera, el sistema social refleja el conjunto de patrones y la red de comportamientos que emergen de la confluencia de las características observadas en los tres componentes descritos (Fuentes 2007). La distinción de estos tres componentes resulta útil y adecuada puesto que, aunque se encuentran relacionados entre sí en cierta medida, las presiones de selección que actúan sobre ellos pueden ser diferentes (Kappeler & van Schaik 2002). Es preciso señalar que no existe un consenso terminológico entre los autores ya que estos componentes han sido nombrados de forma diferente y las etiquetas en ocasiones se emplean de forma intercambiable (e.g. Barton et al., 1996; Eisenberg et al., 1972; Fuentes, 2007; Kappeler y van Schaik, 2002; Whitehead, 1997; Wrangham, 1987). La clasificación presentada anteriormente será la que se emplee en este trabajo y corresponde a la propuesta por Kappeler y van Schaik (2002).

La vida en grupo, además de los importantes costes asociados con el solapamiento de nichos ecológicos y la consecuente competencia por los recursos tróficos, físicos y sociales, posee costes adicionales relacionados con la transmisión de enfermedades, el riesgo de apareamiento entre individuos emparentados o la atracción de depredadores (Dunbar, 1988; Krause y Ruxton, 2002). Entonces, ¿por qué vivir en grupo? Desde el punto de vista evolutivo, el balance entre costes y beneficios de formar grupos sociales, en aquellas especies que lo hacen, debió resultar positivo, ya que de lo contrario raramente la sociabilidad hubiese evolucionado en dichos taxa (Krebs y Davies, 1993). Los beneficios derivados de la sociabilidad comúnmente nombrados son la defensa

antidepredatoria, la mayor eficiencia en la búsqueda y obtención del alimento, el cuidado aloparental de las crías, la mayor disponibilidad de parejas reproductoras o la protección frente a conespecíficos (Dunbar, 1988; Krebs y Davies, 1993). Diversos autores han sugerido, por tanto, que la vida en grupo aparece como consecuencia de presiones de selección sobre las estrategias individuales de los organismos, principalmente relacionadas con la búsqueda y explotación de los recursos tróficos y la evitación de la depredación (Clutton-Brock, 1989, 2009b; Crook et al., 1976; Dunbar, 1988, 1989; Fuentes, 2007; Krebs y Davies, 1993). Una vez que ha sido seleccionado este tipo de vida, el entorno social se convierte en otro posible factor de selección y, como consecuencia de ello, los comportamientos mostrados por los individuos, o al menos una parte de ellos, representarían estrategias adaptativas, respuestas específicas, pero también ocurrencias estocásticas, al contexto social que los individuos han creado y en el que viven (Fuentes, 2007; Kappeler y van Schaik, 2002). Es por ello que el estudio del entorno social resulta imprescindible para una mejor comprensión de los factores y presiones de selección que afectan al comportamiento de los individuos estudiados, especialmente en aquellas especies en la que sus miembros viven de forma permanente en grupos sociales, como ocurre en muchos primates, incluido el ser humano. En esta labor, tanto el estudio de la función última de los comportamientos sociales y, por tanto, su repercusión en la supervivencia y reproducción de los individuos involucrados, como el conocimiento de la estructura del comportamiento y su repercusión a corto plazo sobre el comportamiento de otros individuos resultan necesarios (Colmenares, 2002).

1.2 Sistemas sociales en primates

1.2.1 Diversidad en sus componentes

En el orden de los primates, la sociabilidad es la norma, puesto que en muchas especies los individuos pasan la mayor parte de sus vidas, cuando no lo hacen durante toda ella, en grupos sociales (véase Campbell et al., 2007). Los sistemas sociales de primates son muy diversos y esta variabilidad se manifiesta en los tres componentes anteriormente descritos. Es decir, los grupos sociales son variables en tamaño, en composición y en los tipos de relaciones que se establecen entre sus individuos. También existe variación en el tipo de individuos y el momento en el que abandonan el grupo natal, así como en los sistemas de apareamiento (Campbell et al., 2007; Dixson, 2012; Dunbar, 1988; Kappeler y van Schaik, 2002). A su vez, la diversidad en los sistemas

sociales no está limitada al nivel interespecífico, sino que dentro de una misma especie los sistemas sociales pueden variar entre poblaciones y en una misma población a lo largo del tiempo (Altmann y Altmann, 1979; Chapman y Rothman, 2009; Strier, 1994). Así pues, hablar de sistemas sociales típicos de especie resulta complicado e incluso inadecuado y es preferible hablar en términos de una estructura social profunda que ha sido establecida para cada especie en función de su pasado selectivo junto a una norma de reacción que determina el sistema social resultante de la interacción de dicha estructura con las características ambientales actuales de la población (Dunbar, 1988; Henzi y Barrett, 2005; Kappeler y van Schaik, 2002). Al mismo tiempo, cambios en el entorno social debidos a procesos demográficos habituales en las poblaciones, es decir, nacimientos, muertes, inmigración y emigración de individuos, que alteran la organización social, pueden traducirse a su vez en modificaciones en la estructura social (e.g. Engh et al., 2006a; Silk et al., 2006; Watts, 1992).

La diversidad en los sistemas sociales de primates no es caprichosa y, junto al origen mismo de los grupos sociales, requiere una explicación. La teoría socioecológica (Crook, 1970; Emlen y Oring, 1977; Terborgh y Janson, 1986), desarrollada desde mediados de los años 60 con el modelo propuesto por Crook y Gartlan (1966) hasta alcanzar el modelo sintético a finales de los 90 (Sterck et al., 1997; véase también Isbell y Young, 2002), establece un marco teórico en el que se relacionan las características de ciertas variables ecológicas, principalmente, la abundancia, distribución y calidad de los recursos tróficos y el riesgo de depredación, con las características de los sistemas sociales. En su origen, los modelos eran principalmente descriptivos y correlacionales, y con un escaso poder para establecer predicciones contrastables (e.g. Clutton-Brock y Harvey, 1977; Crook y Gartlan, 1966; Eisenberg et al., 1972). Con el tiempo los modelos mejoraron en su formulación, debido a la acumulación de información para un número mayor de especies y de poblaciones diferentes de la misma especie y el desarrollo de nuevas ideas teóricas (e.g. Trivers, 1972), y ello permitió derivar hipótesis contrastables y establecer una dirección de estudio clara (e.g. Isbell, 1991; van Schaik, 1989; Wrangham, 1979; 1980). A su vez, la complejidad de éstos iba aumentando por la incorporación de nuevas variables o de dimensiones nuevas en las variables establecidas. A pesar de ello, los modelos presentaban inconsistencias que obligaron a replantearse la importancia de ciertas variables propuestas en el pasado o de variables no ecológicas. Entre las primeras se encuentra la incidencia de los patógenos (Freeland, 1976), y entre las segundas, la

incidencia del conflicto y la coerción sexual (i.e. riesgo de infanticidio) (Sterck et al., 1997). Esta última se ha demostrado de gran utilidad a la hora de interpretar ciertos patrones en la organización y estructura social que no eran satisfactoriamente explicados por los modelos socioecológicos clásicos y ha puesto de manifiesto que en ciertas especies de primates la coerción sexual puede haber jugado un papel muy importante en la evolución de los sistemas sociales (Muller y Wrangham, 2009; Nunn y van Schaik, 2000; Snaith y Chapman, 2007; Sterck y Korstjens, 2000; van Schaik, 1996).

1.2.2 Interacciones y relaciones sociales

Como ya ha sido comentado, tanto las interacciones como los individuos que las protagonizan constituyen los dos elementos nucleares de todo sistema social (Colmenares, 2002). Una de las aportaciones más importantes realizadas en el estudio de las interacciones y relaciones sociales en primates fue el marco conceptual y estructural desarrollado por Hinde (1976). En él, las relaciones están definidas a partir de las interacciones que se producen entre dos individuos que se conocen mutuamente a lo largo del tiempo y se describen a partir de lo que los individuos hacen juntos (el contenido de la interacción), de qué manera lo hacen (la cualidad de la interacción) y del patrón temporal de las interacciones intercambiadas entre ellos. La estructura social, a su vez, se describe a partir del contenido, cualidad y patrón temporal de las relaciones establecidas en el grupo en un momento determinado, dando lugar a un esquema con 3 niveles jerárquicos: interacciones, relaciones y estructura social. Como los individuos se conocen e interactúan repetidamente a lo largo del tiempo, la historia pasada de interacciones influye sobre la naturaleza de las interacciones presentes (Hinde, 1976). Esto provoca que cada relación sea virtualmente única, aunque es posible generalizar ciertas propiedades comunes en las interacciones que se producen entre un determinado tipo de díada y definir, de esta manera, categorías de relaciones. Del mismo modo, a partir de la generalización de las relaciones se pueden definir las características de la estructura social. Este proceso se conoce con el nombre de abstracción vertical, debido a que la generalización se produce entre diferentes niveles. A su vez, se pueden realizar abstracciones horizontales mediante la generalización de características comunes en diferentes tipos de díadas en un nivel en concreto (Colmenares, 2002). Aunque la estructura social está definida en función de las relaciones y éstas en función de las interacciones, una vez establecida la estructura, ésta puede influir sobre el contenido,

cualidad y patrón temporal de las relaciones e interacciones. Es decir, que la relación que se establece entre los tres niveles es bidireccional destacando la naturaleza dinámica de las relaciones y la necesidad de tener un registro pormenorizado de las interacciones que se intercambian a lo largo del tiempo los individuos de un grupo social para caracterizar correctamente el tipo de relaciones que establecen entre ellos y, en última instancia, la estructura social del grupo. Al mismo tiempo, el marco conceptual descrito es flexible y, a pesar de haber sido desarrollado principalmente para el estudio de sociedades de primates, puede ser aplicado en otras sociedades menos complejas (Whitehead, 2008).

Los primates establecen relaciones altamente diferenciadas basadas en el reconocimiento individual y en una historia común de interacciones (Hinde, 1983b). A su vez, los individuos invierten una cantidad importante de su presupuesto de tiempo en el establecimiento y mantenimiento de dichas relaciones, especialmente de aquéllas de carácter afiliativo (Dunbar, 1988). Uno de los comportamientos más frecuentemente intercambiados en las sociedades de primates, al menos en los primates del viejo mundo, es el espulgamiento (e.g. Dunbar, 1991; Henzi y Barrett, 1999). El espulgamiento, además de una función higiénica (Barton, 1985; Hutchins y Baresh, 1976), tiene una importante función social que se hace evidente en la cantidad de tiempo que los individuos invierten en esta actividad. Por un lado, este tiempo sobrepasa al necesario para satisfacer la función higiénica (Dunbar, 1991) y, por el otro, los individuos tienden a mantenerlo a pesar de tener que reducir el tiempo dedicado a otras actividades cuando se produce una reducción en su presupuesto temporal (Dunbar y Dunbar, 1988). En general, el espulgamiento es considerado uno de los indicadores de la calidad de la relación (Silk, 2002) y se piensa que está involucrado en los procesos de formación y mantenimiento de las relaciones sociales en primates (Barrett y Henzi, 2001; Cords, 1997; Dunbar, 1991). Además de producirse en contextos relajados, el espulgamiento también es frecuentemente utilizado en situaciones de estrés, por ejemplo, tras episodios agonísticos (Swedell, 2006). Las funciones sociales que desempeñaría en estos contextos estarían relacionadas con la reducción de la ansiedad, el apaciguamiento del agresor, el consuelo de la víctima o el reclutamiento de apoyo agonístico (Aureli, 1997; de Waal y van Hooff, 1981; Fraser et al., 2008; Hemelrijk y Ek, 1991)

La importante cantidad de tiempo que los primates dedican a la vida social conduce a preguntarse sobre la función de dichas relaciones. Basándose en la asunción de la biología evolutiva de que los individuos se comportan, generalmente, de manera que maximizan

su supervivencia y/o éxito reproductivo, Kummer (1979) desarrolló un esquema funcional en el que las relaciones están descritas como inversiones que benefician a corto o largo plazo a los individuos involucrados en ellas. Entre los beneficios que se derivan podemos encontrar: el establecimiento y mantenimiento de un cierto rango de dominancia en el grupo, la protección contra el hostigamiento y el infanticidio, la tolerancia en los sitios de alimentación, el acceso a terceros individuos a través del compañero social, la reducción del estrés fisiológico en determinadas circunstancias y aquéllos relacionados con la reproducción (Cords, 1997; Chapais, 1992; Crockford et al., 2008; Palombit et al., 1997; Wittig et al., 2008). Es esperable que estos beneficios proximales se traduzcan en un aumento de la eficacia biológica de los individuos y esto es, justamente, lo que Silk y colaboradoras (2003) encontraron entre las hembras de babuino de la población de Amboseli. Aquéllas con una integración social más fuerte fueron las que tuvieron un éxito reproductivo mayor aportando una evidencia directa sobre el valor adaptativo de las relaciones sociales y justificando su consideración como inversiones (véase también Silk, 2007; Silk et al., 2009; Silk et al., 2010).

Al mismo tiempo que los individuos tratan de establecer una red de relaciones cooperativas, éstos deben gestionar también situaciones de conflicto con otros miembros del grupo o con aquéllos con los que mantienen dichas relaciones. A este respecto, la descripción funcional de las mismas como inversión, planteada por Kummer, también caracteriza a aquellas relaciones competitivas en las que el valor del compañero es negativo, ya que los individuos deberían influir igualmente sobre la tendencia a exhibir ciertos comportamientos y sobre la disponibilidad del competidor para minimizar los costes en sus interacciones (Kummer, 1979). En estos casos, las relaciones se podrían caracterizar por un intercambio de comportamientos agonísticos entre la pareja de competidores, pero también, de ciertos comportamientos que rebajasen la tensión y dificultasen la escalada del conflicto (e.g. Colmenares y Silveira, 2008). Los conflictos en los grupos sociales aparecen en multitud de situaciones; en la competencia por los recursos tróficos, sociales o físicos, en los desplazamientos coordinados del grupo, en las relaciones madre-cría, en los procesos de inmigración o entre parejas reproductivas (Bateson, 1994; Dunbar, 1988; King y Cowlshaw, 2009; Pusey y Packer, 1987; Smuts y Smuts, 1993).

Un contexto de especial interés en el estudio de las relaciones sociales lo encontramos en los episodios de inmigración. La transferencia de individuos entre unidades sociales es un fenómeno frecuente en las especies sociales (Greenwood, 1980) que puede afectar de manera crítica a la supervivencia y éxito reproductivo de los inmigrantes (Alberts y Altmann, 1995; Isbell, 2004). En general, los individuos inmigrantes abandonan sus unidades natales en las que poseen parientes y una cierta posición en la estructura social para unirse a grupos con una red de relaciones establecidas. En estos grupos, los individuos recién incorporados tienen que gestionar la formación de nuevas relaciones en un contexto que con frecuencia implica un conflicto de intereses entre los miembros residentes y el individuo que se incorpora (Isbell y Van Vuren, 1996; Pusey y Packer, 1987). Por ejemplo, en la mayor parte de los babuinos, los machos abandonan sus tropas natales alrededor de la madurez sexual en busca de oportunidades de reproducción en otras tropas (Alberts y Altmann, 1995; Swedell, 2011). La incorporación en estos grupos no familiares supone un conflicto de intereses entre los machos residentes y los inmigrantes, pero también, entre las hembras lactantes y los nuevos machos debido al riesgo de infanticidio asociado (Alberts y Altmann, 1995; Busse y Hamilton III, 1981; Palombit, 2003). En las especies donde son las hembras las que emigran de su grupo natal ocurre un fenómeno parecido. La hembra inmigrante choca con los intereses de las residentes y no sólo al competir por los recursos tróficos (e.g. Kahlenberg et al., 2008b), sino que la competencia por el acceso social al macho y al apareamiento con él es también una fuente de conflicto importante entre ellas (Cheney et al., 2012; Clutton-Brock, 2009a; Huchard y Cowlshaw, 2011; Stockley y Bro-Jørgensen, 2011; Watts, 1991). A su vez, el escenario se puede complicar más cuando los intereses de la hembra que se incorpora al grupo y la del macho o machos residentes no coinciden enteramente pudiendo dar lugar a una situación de conflicto sexual, por ejemplo, en el caso de que la hembra cambie de unidad con crías dependientes. En definitiva, el contexto de la inmigración supone un escenario ideal para el estudio del establecimiento de relaciones entre diadas con diferentes grados de afinidad o incompatibilidad en un escenario social. Es especialmente interesante, el estudio de la formación de relaciones intersexuales entre individuos con intereses diferentes (i.e. ocurrencia de conflicto sexual) y asimetría de poder dentro de un entorno social potencialmente hostil que afectará a la formación de dicho vínculo.

2. Conflicto sexual

2.1 Definición, base genética, tipos y consecuencias evolutivas del conflicto sexual

De las posibles interacciones que se dan entre los miembros de una especie, aquellas relacionadas con la reproducción, han sido vistas, históricamente y en gran parte debido a las ideas de Darwin, como esencialmente cooperativas y beneficiosas (Arnqvist y Rowe, 2005a; Darwin, 1871). Se consideraban cooperativas ya que, al fin y al cabo, la producción de descendientes es una tarea que beneficia a los dos individuos involucrados que deberían cooperar en beneficio mutuo. Además, la idea de la monogamia como sistema de apareamiento general venía a reforzar esa posición. La creencia de que las interacciones intersexuales eran intrínsecamente buenas estaba principalmente basada en la moral de la época y Darwin, influenciado por ella, postulaba que la dirección de la selección sexual sería coincidente con la de la selección natural ayudando al mejor ajuste de las poblaciones a su ambiente (i.e. aumento de la eficacia biológica promedio de la población) y a la mejora de la especie (Darwin, 1871).

Aunque estas ideas siguen en cierta medida en el acervo no científico (popular), se han demostrado equivocadas. Por un lado, pese a que los individuos de la misma especie comparten el mismo genoma, existen diferencias alélicas entre ellos (excepto en el caso de los clones) que permiten la ocurrencia de conflicto (Lessells, 1999). Además, la monogamia es sólo uno de los posibles sistemas de apareamiento (y en primates es minoritario) siendo frecuente la existencia de conflictos entre los sexos por diversos aspectos de la reproducción (Arnqvist y Rowe, 2005a). Por otro lado, si bien es cierto que en ocasiones la selección sexual actúa en conjunción con la selección natural produciendo un aumento de la eficacia biológica poblacional, en otros casos, las dinámicas derivadas del conflicto sexual producen un descenso en ella (Gavrilets et al., 2001; Holland y Rice, 1999; Kokko y Brooks, 2003).

El estudio de Parker (1979) contribuyó en gran medida a este cambio en la consideración de la naturaleza de las interacción intersexuales. Basándose en las ideas de Trivers (1972), Parker argumentó que las diferencias en los roles sexuales, resultado de una inversión parental asimétrica entre los sexos, ocasionaría la aparición de presiones selectivas antagonistas en cada uno de ellos sobre diversos aspectos de la reproducción.

De esta manera, Parker define el conflicto sexual como “la divergencia en los intereses evolutivos entre los sexos” (Parker, 1979, 2006). La presencia de esta selección sexual antagonista establece diferentes óptimos para el rasgo en conflicto en cada sexo. Los óptimos no pueden ser alcanzados simultáneamente, lo que determina que, en al menos uno de los sexos la expresión del rasgo sea subóptima con la consiguiente pérdida en eficacia biológica. Este tipo de coste se denomina “carga del conflicto” (Lessells, 2006) y es inherente a todo conflicto sexual.

A nivel genético, se pueden distinguir dos formas en las que se produce el conflicto sexual y cuyas consecuencias evolutivas son diferentes (Chapman et al., 2003; Parker y Partridge, 1998). En primer lugar, si el conflicto se produce sobre un rasgo fenotípico expresado en machos y hembras y, por tanto, codificado en el mismo locus, se habla de conflicto sexual intralocus. Debido a la existencia de conflicto, las presiones de selección para el rasgo serán diferentes dependiendo del sexo en el que se encuentre expresado, ocasionando que la expresión del valor óptimo del rasgo en un sexo no coincida con el óptimo en el otro (Rice y Chippindale, 2001). En el caso general, el fenotipo resultante de este conflicto representaría un punto de compromiso entre los dos óptimos y vendría determinado por las intensidades de las presiones de selección que afectan a uno y otro sexo (Arnqvist y Rowe, 2005a). Como consecuencia, el conflicto sexual intralocus parece limitar el cambio adaptativo en los sexos, ya que impide alcanzar el óptimo en al menos uno de ellos (Arnqvist y Rowe, 2005a; Chapman et al., 2003). Sin embargo, es evidente que en muchas especies ciertas características que se suponen que están determinadas por alelos en el mismo locus se encuentran expresadas de manera diferencial en los sexos. Un ejemplo de esto sería el dimorfismo sexual en tamaño corporal. Esto es posible debido a la existencia de mecanismos de expresión génica que son capaces de limitar la expresión de un cierto alelo en un sexo determinado (expresión génica sexualmente diferencial), permitiendo la evolución independiente del rasgo en conflicto en cada uno de los sexos y atenuando o eliminando de esta manera el conflicto y sus consecuencias evolutivas (Rhen, 2000; Rice, 1984). No obstante, la importancia de este tipo de mecanismos de expresión génica sexualmente diferencial y su potencial para evolucionar en presencia de conflicto intralocus es tema de discusión (e.g. Badyaev, 2002; Lindenfors, 2002). En otras palabras, aunque el conflicto sexual intralocus podría ser común, la importancia de sus consecuencias evolutivas no está claramente establecida (Arnqvist y Rowe, 2005a).

En segundo lugar, cuando el conflicto se produce sobre el resultado de una interacción que viene determinada por alelos en diferentes loci para cada sexo, se habla de conflicto sexual interlocus. En este caso, en al menos uno de los sexos se establecerá una presión selectiva que favorece la aparición de comportamientos o estrategias manipulativas que cambien el resultado de la interacción a su favor (Lessells 2006). Estas estrategias pueden ser contestadas, desde el punto de vista evolutivo, con comportamientos de resistencia a estas manipulaciones que cambien el resultado en favor del segundo sexo, lo que a su vez, podría aumentar la intensidad de las estrategias manipulativas. En realidad, la manipulación y la resistencia son diferentes caras de la misma moneda y el resultado último de ambas estrategias sería la reducción de la carga del conflicto. Lo interesante en este tipo de conflicto es que las estrategias manipulativas y las de resistencia se encuentran expresadas en diferentes loci, por lo que es posible su coevolución dando lugar a una “guerra armamentística” entre los sexos que puede ser persistente en el tiempo (Parker, 1979; Rice y Holland, 1997). Este proceso se conoce con el nombre de coevolución sexual antagonista y tiene consecuencias evolutivas importantes ya que, además de producir cambios o exageraciones en rasgos anatómicos, fisiológicos y comportamentales, puede conducir a un proceso de especiación debido a la rápida tasa de cambio de los rasgos implicados (Gavrilets y Waxman, 2002; Parker y Partridge, 1998; Rice, 2000). El conflicto sexual interlocus, debido en gran parte a la ocurrencia de este proceso evolutivo, es el que mayor atención ha recibido (e.g. Arnqvist y Rowe, 2005a; Muller y Wrangham, 2009).

Es necesario señalar, sin embargo, que no todos los conflictos interlocus derivan en un proceso de coevolución sexual antagonista. Para que el proceso se produzca se debe seleccionar una primera estrategia manipulativa en alguno de los dos sexos. En ocasiones la aparición de esta estrategia manipulativa susceptible de ser seleccionada es difícil o imposible. A su vez, aunque sea factible la manipulación, los costes de ésta pueden ser muy elevados o sus beneficios escasos, dificultando su selección y el inicio del proceso de coevolución sexual antagonista (Lessells, 2006; Parker, 2006). En el caso de que se produzca la aparición de esta primera estrategia manipulativa, el resultado del conflicto puede ser muy diverso y va a estar determinado, en términos generales, por los costes y beneficios que las estrategias manipulativas y de resistencia tienen para cada uno de los sexos, del valor inicial del rasgo en conflicto y de la acción e intensidad de otros procesos como la selección natural (Parker 2006). A su vez, los costes y beneficios de las

estrategias de manipulación y resistencia en cada uno de los sexos están relacionados con el tipo de rasgo sobre el que se produce el conflicto (Lessells 2006).

El conflicto sexual puede ocurrir, potencialmente, sobre cualquier interacción entre los dos sexos (Arnqvist y Rowe, 2005a; Parker, 1979, 2006), aunque, en general, se pueden agrupar en dos grandes categorías: el conflicto sexual sobre el apareamiento y la fertilización y el conflicto sexual relacionado con la inversión parental (Parker, 2006). Los conflictos relacionados con el apareamiento pueden tener una naturaleza precopulatoria o postcopulatoria (Arnqvist y Rowe, 2005a). En el primer caso, el conflicto tiene su origen en la diferente relación de costes-beneficios que cada uno de los sexos deriva del apareamiento (Arnqvist y Nilsson, 2000; Bateman, 1948; Trivers, 1972) mientras que, en el segundo caso, el conflicto está basado en el uso del esperma por parte de la hembra y su tasa de re-apareamiento con otros machos. (Lessells, 2006; Parker, 1970; Rice y Holland, 1997). En cuanto a la inversión parental, en general, los costes de la inversión realizada por uno de los sexos recaen enteramente en él, sin embargo, los beneficios derivados son compartidos por ambos progenitores (Lessells, 2006). Esto hace el conflicto inevitable, excepto en el caso de una “verdadera” monogamia, ya que el óptimo de inversión parental de un sexo siempre estará por debajo del óptimo que el otro sexo tiene sobre la inversión del primero (Lessells, 2006).

Algunas estrategias manipulativas, además de la carga del conflicto, que es inherente a éste, poseen asociado otro coste adicional al que se le denomina daño (Lessells, 2006). Este daño puede ser el efecto principal de la estrategia manipulativa y, por tanto, necesario para que se produzca dicha manipulación, o por el contrario, puede ser un efecto colateral de la estrategia manipulativa. El primer caso es conocido como daño adaptativo y el segundo, como daño colateral y su distinción tiene importancia ya que, aunque en ambos casos el daño aumenta las consecuencias negativas del conflicto para el sexo que está siendo manipulado, lo que favorece la aparición de estrategias que lo reduzcan, las consecuencias evolutivas de dichas estrategias son diferentes (Watson-Capps, 2009). En el caso del daño adaptativo, la aparición de contra-estrategias para minimizarlo se traduce en un descenso de la carga del conflicto en el individuo manipulado, ya que el daño es necesario para la manipulación. En otras palabras, al incorporar un daño adaptativo en el conflicto, se aumenta la presión de selección para la aparición de estrategias de resistencia incrementando la carga del conflicto en el otro sexo, lo que podría posibilitar una intensificación en la manipulación y el daño

conduciendo a un proceso continuo de coevolución sexual antagonista. En el caso del daño colateral, las estrategias que lo reducen, llamadas adaptaciones paliativas, no alteran la carga del conflicto y como consecuencia no influyen en la posible dinámica coevolutiva antagonista entre los sexos. Es más, ambos sexos se podrían beneficiar de esta adaptación paliativa si, por ejemplo, aumentase la tasa de supervivencia de las crías o la tasa de ovoposición, al reducirse los daños colaterales en las hembras, en el caso de que éstas fuesen las afectadas por el daño colateral (Watson-Capps, 2009).

En general, la aparición de las estrategias manipulativas y de comportamientos dañinos es más frecuente en aquellos conflictos relacionados con el apareamiento en comparación con los relacionados con la inversión parental (Arnqvist y Rowe, 2005a; Lessells, 2006). Esto es debido, principalmente, al mayor beneficio obtenido en la manipulación de la probabilidad de apareamiento en relación al obtenido en la manipulación de la inversión parental. En concreto, los machos incrementan en gran medida su eficacia biológica al manipular las decisiones reproductivas de las hembras (Lessells, 2006). Este beneficio compensaría los costes asociados a las estrategias manipulativas pero, sobre todo, a los asociados a los comportamientos dañinos que son considerados mayores ya que la presencia del daño puede perjudicar al mismo macho que lo exhibe mediante la reducción de la fertilidad de la hembra que está siendo manipulada (e.g. Holland y Rice, 1999). Esto explicaría por qué es raro encontrar ejemplos de comportamientos dañinos relacionados con la inversión parental mientras que hay diversos ejemplos relacionados con el apareamiento (Lessells, 2006). El concepto de coerción sexual recoge, precisamente, aquellas estrategias manipulativas asociadas con comportamientos dañinos en el contexto del apareamiento (Smuts y Smuts, 1993) y será descrito en profundidad en la siguiente sección.

2.2 Concepto de coerción sexual

Una de las manifestaciones comportamentales más llamativas del conflicto sexual, la coerción sexual y en especial el infanticidio, fue reconocida de forma temprana en primates (Hrdy, 1979; Muller et al., 2009b; Smuts y Smuts, 1993). Basándose en sus trabajos empíricos sobre los langures, Hrdy (1979) postuló que la ocurrencia de infanticidio por parte del macho constituía, en ciertas circunstancias, una estrategia seleccionada sexualmente en oposición a la idea de que constituían casos de comportamientos aberrantes (e.g. Curtin y Dolhinow, 1978). A su vez, derivó dos

predicciones de dicha hipótesis; por un lado, los machos deberían dirigir los comportamientos infanticidas hacia crías que no hayan sido engendradas por ellos y, por el otro, la muerte de estas crías, en promedio, debería aumentar la oportunidad del macho infanticida para aparearse con la hembra afectada, generalmente, mediante una reducción del intervalo hasta su próxima ovulación (Hrdy, 1979). Posteriormente, esta segunda predicción fue articulada en dos planteamientos, separando el efecto esperado sobre la hembra, que sería el adelanto de la siguiente ovulación, de la condición del macho infanticida como probable progenitor de las siguientes crías engendradas por la hembra afectada (Hrdy et al., 1994). Aunque la controversia se ha arrastrado hasta tiempos recientes (Bartlett, 2003; Bartlett et al., 1993; Sussman et al., 1995), la evidencia empírica disponible parece apoyar la hipótesis de Hrdy (revisado en van Schaik, 2000). De esta manera, el infanticidio por parte de los machos puede ser considerado como una estrategia manipulativa surgida del conflicto sexual sobre el apareamiento que reduce el periodo de infertilidad postparto de la hembra mientras que aumenta las probabilidades de que el macho infanticida se aparee con dicha hembra (Lessells, 2006; Muller et al., 2009b). Además, Hrdy fue una de las pioneras en destacar el papel activo de las hembras en los procesos selectivos, señalando la promiscuidad como una posible contra-estrategia al infanticidio y cambiando la percepción clásica de los roles sexuales (Hrdy, 1999).

Junto a la perspicaz visión de Hrdy sobre la función del infanticidio, otro de los hitos en el estudio del conflicto sexual en primates fue la publicación del trabajo de Smuts y Smuts (1993) en el que se establece un marco conceptual a partir del cual poder estudiar el papel de la agresión intersexual, en concreto, la que los machos dirigen a las hembras, en primates. Estos autores definen la coerción sexual como “el uso de la fuerza, o la amenaza de su empleo, por parte del macho con la función de incrementar las probabilidades de que la hembra se aparee con éste en el momento en que ella sea fértil y de reducir las probabilidades que ésta se aparee con otros machos, con cierto coste para la hembra” (Smuts y Smuts, 1993; pag. 2-3). De acuerdo con la definición, la coerción sexual se puede clasificar como una respuesta al conflicto sexual sobre el apareamiento en la que los machos manipulan las “decisiones reproductivas” de las hembras mediante comportamientos que producen un daño adicional y por encima de la carga del conflicto, independientemente de si éste es adaptativo o colateral.

La definición de Smuts y Smuts facilita la identificación de los criterios para determinar si una agresión o amenaza puede ser considerada coerción sexual o no,

además de distinguir, implícitamente, dos tipos de procesos coercitivos (Muller et al., 2009b). Los tres requisitos principales que debe reunir una conducta agresiva o amenazante para ser considerada coerción son; (1) la agresión tiene que estar relacionada con la condición reproductiva de la hembra, (2) se tiene que producir una asociación entre la agresión y la probabilidad de apareamiento con la hembra hacia la que ha sido dirigida la agresión y, por último, (3) las hembras deben sufrir un coste en su eficacia biológica. En cuanto a los dos tipos de coerción recogidos de manera implícita en la definición de Smuts y Smuts (1993), uno de ellos, el que corresponde a la primera parte de la definición, se conoce como *coerción directa* e implica el uso de la fuerza por parte del macho para superar la resistencia de la hembra a aparearse. La segunda parte de la definición hace referencia a la *coerción indirecta* y su resultado es la limitación de las opciones de apareamiento de la hembra (Muller et al., 2009b). Dentro de cada uno de los dos tipos de coerción se pueden distinguir diferentes categorías en función, sobre todo, del patrón temporal entre las agresiones coercitivas y el apareamiento en la coerción directa, y del contexto en la coerción indirecta. De esta manera, la coerción directa puede ser dividida en *copulación forzada*, *hostigamiento* e *intimidación* (Clutton-Brock y Parker, 1995). En el primer caso, como su nombre indica, se trata del uso de la fuerza para vencer la resistencia de la hembra y obtener una cópula inmediata. El *hostigamiento* consiste en intentos sucesivos de apareamiento por parte del macho que eventualmente inducen a la hembra a aceptar la cópula. Por último, la *intimidación* implica un castigo físico hacia las hembras que se resisten al apareamiento aumentando la probabilidad de que la hembra disminuya su resistencia en encuentros futuros (Muller et al., 2009b). La distinción entre los tipos de coerción indirecta es más sutil y no todos los autores coinciden en ella (e.g. Clutton-Brock y Parker, 1995; Watson-Capps, 2009). Muller y colaboradores (2009b) proponen la división en tres categorías: el *pastoreo*, el *castigo* y el *secuestro*. En el primer caso, los machos dirigen conductas agresivas o amenazantes hacia las hembras con el objetivo de que se restablezca la proximidad espacial entre ellos. El *castigo* sucedería cuando estas conductas agresivas son dirigidas hacia las hembras con el fin de detener una interacción entre ellas y otros individuos y, por último, el *secuestro* supone la separación forzada de una hembra de su unidad social. En general, a la coerción indirecta también se le da el nombre de guarda coercitiva de la hembra (Muller et al., 2009b). En relación con el infanticidio, en algunos estudios es considerado como un fenómeno distinto de la coerción aunque relacionado (Clutton-Brock y Parker, 1995),

mientras que en otros es considerado como una tercera categoría separada de la coerción directa e indirecta (Muller et al., 2009b). En nuestra opinión, el infanticidio como estrategia seleccionada sexualmente cumple los requisitos para ser considerado coerción, aunque la agresión en este caso esté dirigida sólo de manera indirecta hacia la hembra a través de sus crías, y además, sería un tipo de coerción directa ya que aumenta las probabilidades de que el macho infanticida se aparee con la hembra (Hrdy, 1979; van Schaik, 2000).

2.3. La coerción sexual como tercer mecanismo de selección sexual

Darwin desarrolló la teoría de la selección sexual para explicar la presencia de una serie de rasgos, generalmente sexualmente dimórficos y en ocasiones exagerados y extravagantes, que no sólo no conferían un beneficio claro a los individuos en su lucha por la supervivencia, sino que parecían comprometerla y, por tanto, difícilmente su aparición podía ser explicada mediante su teoría de la evolución por selección natural (Andersson e Iwasa, 1996). Él postuló, sin embargo, que estos caracteres conferían a los portadores beneficios relacionados con la adquisición de parejas reproductoras y definió el proceso de selección sexual como un tipo de selección basado en “la ventaja que ciertos individuos tienen sobre otros del mismo sexo y de la misma especie únicamente en relación con la reproducción” (Darwin, 1871). Aunque esta definición es prácticamente idéntica a las que ofrecen diversos autores en la actualidad (e.g. Andersson, 1994), es necesario realizar algunas puntualizaciones. En primer lugar, no toda la selección relacionada con la reproducción puede atribuirse al proceso de selección sexual, hecho del que ya se percató Darwin, puesto que los caracteres sexuales primarios pueden evolucionar por acción de la selección natural (Jones y Ratterman, 2009). En segundo lugar, Darwin centró su idea de la selección sexual en la competición por el acceso a las parejas reproductoras pasando por alto los procesos de selección sexual que ocurren después de la cópula (Birkhead, 2010; Eberhard, 2009). Por último, a pesar de la diferenciación conceptual que realizó Darwin entre la selección natural y sexual, la selección natural puede ser considerada como un proceso unitario que actúa sobre los rasgos hereditarios causantes de la variación en la eficacia biológica de los individuos asociada a diferencias en la supervivencia y/o reproducción de los organismos (Clutton-Brock, 2004). Desde este punto de vista, la selección sexual sería un tipo particular de

selección natural que afectaría a rasgos involucrados en la maximización del éxito en los apareamientos y fertilizaciones (Arnqvist y Rowe, 2005b).

Desde muy pronto, Darwin ya distinguió dos de los mecanismos que generan selección sexual: la competición intrasexual y la elección de pareja. Pero tuvo que transcurrir aproximadamente un siglo para que un tercer mecanismo de la selección sexual, la coerción sexual, fuese considerado (Clutton-Brock y Parker, 1995; Kappeler y van Schaik, 2004; Parker, 1979; Watson-Capps, 2009). En la competición intrasexual, los individuos de un sexo, generalmente el que menor inversión parental realiza, luchan entre ellos por el acceso al otro sexo, al convertirse éste en el principal recurso limitante para el éxito reproductor del primero (Emlen y Oring, 1977; Trivers, 1972). La competición puede adoptar la forma de combates directos por el acceso y monopolización del otro sexo (competencia por interferencia) o ante la imposibilidad de monopolizar los recursos reproductivos los individuos pueden competir en su localización y explotación (competencia por explotación) (Andersson e Iwasa, 1996; Setchell y Kappeler, 2003). Además, la competencia intrasexual se puede producir tanto a nivel pre-copulatorio como post-copulatorio dando lugar en este último caso a fenómenos como la competencia espermática o la guarda de la hembra (Birkhead, 2010; Eberhard, 2009; Parker, 1998). En cualquier caso, este mecanismo produce un sesgo en el éxito reproductor a favor de aquellos individuos que posean rasgos beneficiosos en la lucha directa por el acceso al otro sexo y a sus gametos, o en su rápida localización, pudiendo ocasionar la exageración o desarrollo de estos rasgos en el sexo competidor (e.g. aumento del tamaño corporal, desarrollo de órganos quimiosensoriales) (revisado en Andersson, 1994; Setchell y Kappeler, 2003).

En la elección de pareja, el segundo mecanismo propuesto por Darwin, los miembros de uno de los sexos se aparean preferentemente con ciertos individuos del otro sexo que muestran cierto rasgo o rasgos fenotípicos (Andersson y Simmons, 2006). Por tanto, existe un sesgo reproductivo a favor de los individuos poseedores del rasgo. En este caso, el mecanismo también puede darse a nivel pre-copulatorio o post-copulatorio (e.g. elección críptica de la hembra) (Birkhead, 2010; Eberhard, 2009; Thornhill, 1983). En general, los modelos de elección de pareja se categorizan en función del tipo de presión selectiva que opera sobre la preferencia, dando lugar a dos grandes grupos de modelos, los modelos de beneficios indirectos y los modelos de beneficios directos. En los modelos

de beneficios indirectos la preferencia es seleccionada debido a los efectos sobre la eficacia biológica que tiene el rasgo preferido sobre los descendientes. En algunos casos, el beneficio que se deriva del apareamiento con individuos portadores de un rasgo atractivo es precisamente la herencia de ese rasgo que incrementa el éxito reproductor de los descendientes (modelo de los hijos atractivos) (Fisher, 1930; Kirkpatrick, 1982; Lande, 1981). En este caso, la preferencia resulta beneficiosa debido exclusivamente a la correlación genética presente entre la preferencia y el rasgo preferido (Kokko et al., 2003; Lande, 1981; Mead y Arnold, 2004), aunque, según el modelo propuesto por Fisher (1930), en el inicio del proceso el rasgo debería estar asociado a una mayor eficacia biológica del portador para ocasionar la selección inicial de la preferencia. En otros casos, el rasgo atractivo es costoso de producir y, por tanto, su expresión está ligada a la viabilidad del individuo que lo exhibe. Como la expresión del rasgo es dependiente de la condición, éste puede ser considerado una señal honesta de la calidad genética del portador lo que favorecerá a los individuos que muestren una preferencia por estos rasgos ya que sus descendientes heredarán dicha calidad (modelo de los buenos genes, del indicador o del *hándicap*) (Jones y Ratterman, 2009; Williams, 1996; Zahavi, 1975). Existe un caso particular, conocido como el modelo del indicador independiente de la condición (Jones y Ratterman, 2009), en el que el rasgo no es costoso pero al encontrarse correlacionado genéticamente con un rasgo de viabilidad del individuo la preferencia por el primero es beneficiosa en los mismos términos que los descritos anteriormente. Sin embargo, es un modelo controvertido ya que resulta difícil de explicar la aparición y mantenimiento de dicha correlación (Jones y Ratterman, 2009).

El modelo de los hijos atractivos y el de los buenos genes coinciden en su primera fase ya que la preferencia se ve favorecida debido a la mayor eficacia biológica, no relacionada con el apareamiento, de los machos poseedores del rasgo. La diferencia entre los dos se encuentra en el hecho de que en el primer caso el rasgo del macho coevoluciona aumentando su expresión por encima del óptimo establecido en su función no reproductiva debido a que los beneficios en el apareamiento que se obtienen de dicho incremento superan los costes por la exageración de la señal. De esta manera, se origina un proceso coevolutivo positivo, conocido como el proceso de Fisher de evolución desbocada (*run-away evolution*), en el que se aumenta la frecuencia y/o intensidad tanto de la preferencia como del rasgo preferido (Fisher, 1930) dando lugar a rasgos atractivos “arbitrarios” (Arnold, 1983; Arnqvist y Rowe, 2005b; Kirkpatrick, 1982; Lande, 1981).

En el segundo caso, en cambio, el rasgo atractivo en su coevolución con la preferencia no deja de ser un indicador de los “buenos genes” que porta el individuo debido a que su expresión es costosa y dependiente de la condición de éste (Zahavi, 1975). No obstante, Kirkpatrick y Ryan (1991) señalaron que como las preferencias se encuentran necesariamente correlacionadas con los rasgos cuando existe elección de pareja y una base genética para ambos, los beneficios por los hijos atractivos deberían ser incorporados a cualquier modelo de beneficios indirectos que se considere, lo que ha llevado a que algunos autores opten por unir ambos modelos bajo la etiqueta de modelo de Fisher-Zahavi (Eshel et al., 2000; Kokko et al., 2002). Por último, otra posibilidad para el origen de una dinámica coevolutiva entre rasgo y preferencia que no implica una relación entre el rasgo y una mayor eficacia biológica del portador de éste es la explotación por parte de uno de los sexos de una preferencia preexistente en el otro sexo (Endler y Basolo, 1998). Este sesgo puede haber sido seleccionado por los beneficios que ofrece en otro contexto no reproductivo, pero también puede ser el resultado de otros procesos no selectivos como la deriva genética o la mutación reiterada (Endler y Basolo, 1998). De esta manera, la existencia de una preferencia previa y su explotación por el otro sexo puede proporcionar el “impulso” necesario para poner en marcha el proceso de Fisher de evolución desbocada únicamente por los beneficios indirectos que proporciona el obtener hijos atractivos o para sobrepasar los costes iniciales en la expresión de la preferencia y/o el rasgo típico de otros modelos de elección de pareja (Jones y Ratterman, 2009; Kokko et al., 2003).

En el segundo grupo de modelos, conocidos como modelos de beneficios directos, la preferencia por un cierto rasgo fenotípico en uno de los sexos es seleccionada debido a que dicho rasgo refleja la capacidad de este sexo de contribuir materialmente a la fecundidad y viabilidad del otro sexo (Hoelzer, 1989; Iwasa y Pomiankowski, 1999; Kirkpatrick, 1996; Møller y Jennions, 2001). Es decir, la preferencia es seleccionada porque tiene un efecto positivo sobre la eficacia biológica en el individuo que la expresa en forma, por ejemplo, de obtención de recursos alimenticios durante la cópula como en el caso de los regalos nupciales en insectos (e.g. Boggs, 1995), o la posibilidad de forrajear en parches de alimento de mayor calidad o más abundantes (e.g. Andersson, 1994).

La coerción sexual, y en general, cualquier estrategia manipulativa que incida sobre el apareamiento, es un mecanismo que produce un sesgo en éstos ya que aumenta las probabilidades de apareamiento de los machos que exhiben este rasgo mientras que disminuye la probabilidad de que los otros machos tengan éxito. A este respecto, los procesos de coevolución sexual antagonista en los que los machos desarrollan estrategias manipulativas de corte coercitivo están relacionados con los procesos de coevolución sexual “clásicos” como los que se han descrito para la elección de pareja (Arnqvist y Rowe, 2005a; Chapman et al., 2003). En cambio, a diferencia de éstos, en el caso de la coerción sexual, el rasgo en el macho que produce el sesgo en los apareamientos es costoso para la hembra lo que conduce a una selección en éstas de resistencia o insensibilidad a dichos rasgos (Arnqvist y Rowe, 2005b). En el caso de la resistencia, podría producir una exageración de los rasgos coercitivos del macho, aumentando a su vez la resistencia de la hembra. Estas dinámicas pueden ser descritas con los mismos modelos desarrollados para el estudio de la coevolución del rasgo atractivo del macho y de la preferencia en las hembras. Esto ha llevado a algunos autores a no distinguir entre ambos procesos o a considerarlos polos opuesto de un mismo fenómeno, ya que la resistencia puede ser modelizada como una preferencia negativa (Gavrilets et al., 2001; Kokko et al., 2003). A pesar de ello, parece conveniente mantener la distinción puesto que las fuerzas evolutivas que actúan sobre la preferencia/resistencia de las hembras son de signo opuesto (Arnqvist y Rowe, 2005a; Watson-Capps, 2009). Como hemos mencionado, el rasgo preferido por las hembras es beneficioso para su eficacia biológica ya sea directa o indirectamente, mientras que el rasgo resistido por la hembra es costoso para ella. No obstante, se ha sugerido que en determinados contextos, el beneficio indirecto que reciben las hembras por aparearse con machos coercitivos a través de los “hijos atractivos” puede superar el coste directo de la coerción (Kokko, 2005). En esta situación, la resistencia podría funcionar como un mecanismo de criba de aquellos machos más coercitivos con los que las hembras acabarían copulando, de manera que la resistencia funcionaría como una preferencia por un cierto nivel de coerción. Según Parker (2006), el escenario que se deriva de esta situación no implicaría conflicto sexual sino concurrencia de intereses. No obstante, cabe destacar que no existe un consenso sobre la posible importancia de los efectos indirectos cuando el rasgo del macho posee un coste directo para la hembra y parece necesario un mayor desarrollo teórico de la cuestión, ya que, aunque ciertos autores postulan que su importancia es escasa (Cameron

et al., 2003; Chapman et al., 2003; Parker, 1979) otros no comparten esta visión (Cordero y Eberhard, 2003; Eberhard, 2005; Kokko, 2005).

Si mantenemos la distinción entre preferencia y resistencia en función del signo de las presiones selectivas subyacentes, entonces la coerción sexual puede ser calificada como un tercer mecanismo de selección sexual, de similar estatus al de la elección de pareja y la competición intrasexual (Clutton-Brock y Parker, 1995; Muller et al., 2009b; Watson-Capps, 2009). La coerción sexual posee importantes consecuencias evolutivas ya que restringe el movimiento de las hembras y determina, por tanto, las relaciones sociales de éstas; además, puede sesgar los apareamientos afectando a las preferencias de la hembra, puede producir cambios morfológicos, comportamentales y/o fisiológicos en las hembras, bien como consecuencia de adaptaciones paliativas o como resultado de contra-estrategias a la manipulación. El daño impuesto por los comportamientos coercitivos que se suman a la propia carga del conflicto puede facilitar la ocurrencia de procesos de coevolución sexual antagonista continuos e irresolubles produciendo cambios en las características de la trayectoria vital y, en última instancia, puede conducir a la especiación en ciertos contextos (Clutton-Brock y Parker, 1995; Rice, 1996; Setchell y Kappeler, 2003; Stumpf et al., 2011; Watson-Capps, 2009).

2.4. Agresión coercitiva en primates: evidencia y problemática en su estudio

El orden de los primates reúne una serie de características que supuestamente han facilitado la aparición de estrategias coercitivas en los machos, de contra-estrategias en las hembras y de nuevas respuestas en los machos, sugiriendo un escenario de coevolución sexual antagonista (Clarke et al., 2009; Hrdy, 1999; van Schaik et al., 2004). Por un lado, la mayoría de los primates poseen trayectorias vitales (*life histories*) lentas, con periodos de lactancia largos durante los cuales la hembra no ovula (amenorrea lactacional) y que suelen superar en tiempo a los periodos de gestación (Kappeler et al., 2003). El cese en la lactancia, ya sea por destete de la cría o por muerte de ésta, provoca el retorno de la actividad ovárica cíclica en pocos días, facilitando la aparición del infanticidio como estrategia adaptativa en los machos (Hrdy, 1979; van Schaik et al., 2000; van Schaik et al., 1999). A su vez, la tasa reproductiva de las hembras de primates suele ser lenta y los costes asociados con la muerte de una cría, en consecuencia, son

altos, lo que ha llevado a algunos autores a sugerir que dichos costes elevados para la hembra habrían “puesto en marcha” un proceso de coevolución sexual antagonista en muchas especies de primates (Clarke et al., 2009). Este proceso incluiría una serie de estrategias por parte de la hembra que se piensa que reducirían el riesgo de infanticidio, principalmente, mediante la confusión de la paternidad por medio de apareamientos promiscuos junto con la ocultación de la ovulación, o a través de la asociación con un macho protector y, por tanto, concentrando la paternidad en él (Sterck et al., 1997; van Schaik et al., 2004; véase sección 2.5). Por otro lado, los machos muestran una serie de comportamiento agresivos hacia las hembras en determinados contextos que podrían haber sido seleccionados como respuesta a la confusión de la paternidad limitando la promiscuidad de las hembras o manipulando sus preferencias y que, por tanto, tendrían una naturaleza coercitiva (Clarke et al., 2009; Smuts y Smuts, 1993).

A pesar de que la agresión intersexual y, en concreto, la que los machos dirigen a las hembras, es un fenómeno extendido en el orden (Smuts y Smuts, 1993), la función de dicha agresión no comenzó a ser estudiada sistemáticamente hasta tiempos relativamente recientes (Campbell, 2003; Knott et al., 2010; Muller et al., 2007; Muller y Wrangham, 2009; Sicotte, 2002; Slater et al., 2008; Soltis et al., 1997; Stumpf y Boesch, 2010; Teichroeb y Sicotte, 2010). Los diferentes estudios realizados hasta la fecha identifican cuatro especies en las que el uso de la agresión con función coercitiva está relativamente bien establecido: los orangutanes (*Pongo pygmaeus*), los chimpancés (*Pan troglodytes*), los babuinos hamadriades (*Papio hamadryas hamadryas*) y el ser humano (*Homo sapiens*) (Colmenares et al., 2002; Emery Thompson, 2009; Fox, 2002; Kummer, 1968; Muller et al., 2007; Muller et al., 2009a; Swedell, 2006; van Schaik y van Hooff, 1996; Wilson y Daly, 2009). Además, el uso de la coerción podría ocurrir en otras especies como el mono araña (*Ateles spp.*), los gorilas de montaña (*Gorilla beringei beringei*), los babuinos chacma (*Papio h. ursinus*) y algunos prosimios, aunque la evidencia es menos clara y en algunos casos anecdótica (Brockman, 1999; Eberle y Kappeler, 2004; Gibson et al., 2008; Kitchen et al., 2009; Link et al., 2009; Parga y Henry, 2008; Robbins, 2009).

Las características de los primates antes mencionadas, junto a otras que se mencionarán a continuación, provocan que algunos de los supuestos que debe reunir un comportamiento agonístico para ser considerado coerción sean difíciles de comprobar y esto puede explicar, en parte, la relativa escasez de estudios en primates y el sesgo que se produce en este área hacia otros taxa y, en concreto, hacia invertebrados (e.g. Arnqvist y

Rowe, 2005a). En primer lugar, los primates forman sociedades complejas constituidas por grupos estables en el tiempo en el que los individuos se reconocen individualmente e interactúan repetidamente en el tiempo (Bernstein y Williams, 1986; Dunbar, 1988). Esto posibilita la aparición de la coerción como una estrategia a largo plazo en la que los efectos no se manifestarían inmediatamente después de la agresión, sino que podrían hacerlo en interacciones futuras y, por tanto, con un cierto retardo temporal, como por ejemplo en el caso de la *intimidación* (Clutton-Brock y Parker, 1995; Wrangham y Muller, 2009). De esta manera, la relación entre la agresión y la fertilidad de la hembra no tiene por qué ser estrecha, como indicaba uno de los requisitos antes mencionados y, por tanto, las conductas agresivas hacia las hembras en periodos no fértiles de su ciclo ovárico no pueden ser descartadas, sin un examen previo, como coerción sexual (Wrangham y Muller, 2009). En definitiva, el intervalo temporal y contextual que se puede producir en primates entre la agresión y su repercusión dificulta la valoración de la función de la primera (Wrangham y Muller, 2009). En segundo lugar, los primates poseen trayectorias vitales largas, lo que dificulta la comprobación de otro de los criterios para que una agresión pueda ser considerada coerción, concretamente, el requisito de que el comportamiento amenazante o agresivo del macho tiene que tener una repercusión en la eficacia biológica de la hembra (i.e. tiene que tener asociado un daño) (Smuts y Smuts, 1993). En la mayoría de los estudios, los costes de la agresión son evaluados indirectamente a partir de las heridas causadas durante la agresión, la supuesta pérdida de tiempo de forrajeo y de energía, y los efectos fisiológicos causados por la agresión (Knott, 2009; Muller et al., 2007; Robbins, 2009; Slater et al., 2008; Swedell y Schreier, 2009). Además, algunos de ellos parecen no distinguir entre los costes para la hembra derivados de la carga del conflicto de los derivados del daño (e.g. Knott, 2009). Aunque muchos de los factores nombrados son indicadores útiles de los costes en la eficacia biológica (e.g. Sapolsky, 2005), sería, sin embargo, más conveniente investigar las consecuencias de dicha agresión sobre alguno de los componentes del éxito reproductivo de la hembra. A su vez, hay que tener en cuenta que la correcta valoración de estos costes puede ser crucial para la identificación del mecanismo de selección sexual implicado (elección de pareja o coerción sexual) como se ha discutido anteriormente.

2.5. Estrategias de las hembras primates frente a la coerción sexual

La pérdida de eficacia biológica en las hembras como consecuencia de las manipulaciones coercitivas de los machos crea una presión selectiva que facilitaría la aparición de contra-estrategias y/o de adaptaciones paliativas que redujesen el daño y la carga del conflicto, en el primer caso, o únicamente el daño, en el segundo (Smuts y Smuts, 1993; Stumpf et al., 2011; van Schaik et al., 2004). Las principales contra-estrategias que han sido propuestas en primates son: los apareamientos multi-macho y el ajuste de la actividad sexual, la formación de coaliciones con otros individuos, el cambio de grupo social, y la sincronía en los ciclos ováricos (ver referencias en el párrafo siguiente). Por otro lado, el aborto espontáneo ante la exposición de nuevos machos (i.e. efecto Bruce) ha sido documentado en varias especies de primates en las que se produce un reemplazo del macho o machos del grupo social creando una situación de alto riesgo de infanticidio para las hembras gestantes o con crías dependientes (geladas: Mori y Dunbar, 1985; Roberts et al., 2012; babuinos hamadriades: Colmenares y Gomendio, 1988; langures: Agoramoorthy et al., 1988). Este fenómeno constituye un claro ejemplo de adaptación paliativa ya que reduce el coste asociado al infanticidio, aunque no evita la pérdida de la oportunidad reproductiva.

En cuanto a las contra-estrategias antes citadas, en primer lugar, existe evidencia de que las hembras en diversos taxa de primates solicitan activamente cópulas con distintos machos durante un mismo ciclo ovárico (Dixson, 2012; Paul, 2002). Uno de los beneficios que se proponen para los apareamientos poliándricos es la protección contra el infanticidio mediante la confusión de la paternidad (Hrdy, 1979; Smuts y Smuts, 1993; Stumpf et al., 2011; van Schaik et al., 2000). A su vez, la desvinculación del periodo fértil de la proceptividad y receptividad en primates junto a la ocultación del momento exacto de la ovulación permite a las hembras emplear simultáneamente dos estrategias reproductivas que parecen incompatibles: el apareamiento selectivo y las cópulas multi-macho (Stumpf et al., 2011; van Schaik et al., 1999; Zinner et al., 2004). Por un lado, las hembras muestran mayor selectividad en las cópulas durante el periodo periovulatorio (ya sea por elección de pareja o como resultado de la competencia entre los machos) mientras que aceptan o incluso buscan cópulas con múltiples machos cuando la probabilidad de concepción es baja pero no nula (Muller et al., 2011; Nunn, 1999a; Stumpf y Boesch, 2005). Esto permite la manipulación de la valoración de la paternidad en los machos del

grupo inhibiendo, por un lado, los comportamientos infanticidas puesto que, potencialmente, cualquiera podría ser el padre y, por el otro, aumentando la probabilidad de que el verdadero progenitor sea el macho preferido, o el dominante, incrementando su inversión parental en la cría (Nunn, 1999a). Las cópulas y la simulación de fertilidad durante el principio de la gestación o durante la lactancia suelen estar asociadas con la inmigración de machos en el grupo y son consideradas también estrategias contra el infanticidio ya que estarían alterando la valoración de la paternidad de los machos o macho recién incorporados al grupo y evitando los comportamientos infanticidas por parte de éstos (Campbell, 2007; Colmenares y Gomendio, 1988; Engelhardt et al., 2007; Mori y Dunbar, 1985; van Noordwijk y van Schaik, 2000; Zinner y Deschner, 2000).

En segundo lugar, las hembras establecen coaliciones defensivas contra machos infanticidas u hostigadores (Ebensperger, 1998; Palombit, 1999; Smuts y Smuts, 1993). Estas coaliciones pueden producirse entre las hembras de un mismo grupo, generalmente parientes, o entre una hembra y un macho. En el primer caso, este tipo de coaliciones suelen postergar el infanticidio, pero son poco eficaces a la hora de prevenirlo. Sin embargo, podrían estar involucradas en la prevención del hostigamiento (Ebensperger, 1998; Smuts y Smuts, 1993). Un claro ejemplo del segundo tipo de coaliciones es la formación de “amistades” entre hembras lactantes y machos en los grupos de babuinos chacma las cuales sí que parecen ser efectivas en la reducción del riesgo de infanticidio (Beehner et al., 2005; Engh et al., 2006b; Palombit, 2009; Palombit et al., 1997; Weingrill, 2000). A su vez, las “amistades” han sido descritas en otras subespecies de babuinos y en otros primates (Altmann, 1980; Palombit, 1999; Smuts, 1985) y aunque el fenómeno no tiene por qué poseer una explicación funcional unitaria (Palombit, 2009), en algunos casos se propone que podría funcionar como contra-estrategia frente al hostigamiento dirigido por otros machos del grupo (Lemasson et al., 2008).

En tercer lugar, en ciertas especies, la dispersión secundaria de las hembras y el momento en el que se produce podrían funcionar como estrategias defensivas contra el infanticidio (Steenbeek, 2000; Sterck et al., 2005; Stokes et al., 2003; Teichroeb et al., 2009). De esta manera, las hembras tenderían a abandonar su grupo cuando la posición del macho dominante se viese amenazada por machos inmigrantes evitando de esta forma el infanticidio por parte de éstos al alcanzar la posición dominante en el grupo. A su vez,

para evitar el infanticidio en los nuevos grupos a los que se transfieren, las hembras suelen dispersarse sin crías dependientes.

Por último, la sincronización de los ciclos ováricos por parte de las hembras de un grupo altera la ratio sexual operacional (número de machos/número de hembras fértiles) modificando las dinámicas intra e intersexuales (Emlen y Oring, 1977; Ims, 1990; Kvarnemo y Ahnesjö, 1996; Nunn, 1999b). De acuerdo con los modelos de compromiso, enmarcados dentro de la teoría del sesgo reproductivo y entre los que se encuentran los modelos del control limitado (Cant, 1998; Reeve et al., 1998) y el modelo de la prioridad de acceso (Altmann, 1962), el sesgo reproductivo del macho está negativamente relacionado con el número de machos en el grupo y el grado de sincronía ovárica entre las hembras del mismo (Ostner et al., 2008; Ridley, 1986). De esta manera, la sincronización de los ciclos entre las hembras de un grupo impediría que el macho dominante fuese capaz de monopolizar efectivamente a todas las hembras del grupo de manera simultánea, debido a una disminución en la ratio sexual operacional, potenciando la competencia entre los machos y facilitando las cópulas con diversos machos o con machos diferentes al dominante por parte de las hembras. Por tanto, sería un posible mecanismo por el que las hembras podrían reducir el control coercitivo del macho dominante y posibilitar la expresión de sus preferencias. Pero al mismo tiempo, la sincronización de los ciclos ováricos aumenta la competencia entre las hembras por el acceso a los machos pudiendo limitar la elección de pareja, la posibilidad de la confusión de la paternidad por medio de cópulas múltiples e incluso puede reducir la probabilidad de concepción (Dunbar y Sharman, 1983; Kvarnemo y Ahnesjö, 1996; Pereira, 1991; Schank, 2004; Zinner et al., 1994). Aunque diversos estudios han identificado patrones sincrónicos en los ciclos ováricos de distintas especies de animales (ratas noruegas: McClintock, 1978; tití león dorado: French y Stribley, 1987; hamsters dorados: Handelsmann et al., 1980; humanos: McClintock, 1971; Stern y McClintock, 1998; chimpancés: Wallis, 1985), éstos han sido criticados por emplear una metodología no adecuada que sesga los resultados hacia la identificación de patrones sincrónicos cuando éstos no existen (Schank, 2001a; Strassmann, 1997, 1999; Wilson, 1992). Estudios recientes en primates, empleando métodos que supuestamente evitan los sesgos anteriores, no han encontrado una evidencia clara de que las hembras sincronicen sus ciclos ováricos (Monfort et al., 1996; Setchell et al., 2011; Strassmann, 1997; Tobler et al., 2010; Yang y Schank, 2006; Ziolkiewicz, 2006). Incluso algunos autores han encontrado patrones opuestos a los anteriormente

descritos (asincronía en chimpancés: Matsumoto-Oda et al., 2007). Por otro lado, la sincronía podría ser un fenómeno no adaptativo. A este respecto, McClintock (1998) propone que la sincronía aparece como subproducto de una modulación ovárica mediada por feromonas que ha sido seleccionada en otro contexto, mientras que Clarke y colaboradores (2012) sugieren que los primates no estarían ajustando facultativamente el grado de sincronía según las condiciones demográficas y que sería la propia dinámica poblacional la que ocasionaría la aparición de estados de pseudo-sincronía y pseudo-asincronía debido a la variabilidad existente en la duración de los ciclos de diferentes hembras y entre los ciclos para una misma hembra. Parece necesario, por tanto, un mayor estudio de los distintos factores, entre ellos los demográficos, que podrían estar afectando a la capacidad de las hembras de modificar facultativamente el grado de sincronía de sus ciclos ováricos como parte de su estrategia reproductiva, en el caso de que fueran capaces de hacerlo.

En conclusión, la coerción sexual es un mecanismo de selección sexual que se origina a partir de una situación de conflicto sexual por el apareamiento (Smuts y Smuts, 1993; Watson-Capps, 2009). La evidencia actual sugiere que la coerción y, concretamente, el infanticidio, son fenómenos que pueden tener un papel clave en la determinación de la organización, estructura y sistema de apareamiento en las sociedades de primates ya que pueden llegar a limitar y condicionar los movimientos y decisiones de la hembra, además de desencadenar un proceso coevolutivo antagonista que inevitablemente influye en los grupos sociales de primates (Clarke et al., 2009). Por tanto, parece necesario lograr una comprensión adecuada de cómo actúan estas fuerzas y su incorporación en los modelos socioecológicos para un conocimiento más profundo de la evolución y dinámica de los sistemas sociales en primates. Pero esto no es posible sin una correcta identificación y caracterización previa de los procesos comportamentales y mecanismos selectivos que intervienen en las relaciones heterosexuales estudiadas.

3. Sincronía reproductiva y estacionalidad

La sincronización de los ciclos ováricos en las hembras constituye sólo un tipo posible de sincronía reproductiva. La sincronía reproductiva puede ser definida como la asociación estadística de los mismos estados o eventos reproductivos entre dos o más miembros de un grupo (Ims, 1990; Schank, 2001a). Cuando la sincronización se produce

a nivel poblacional y con un patrón estacional se habla de estacionalidad reproductiva o, simplemente, de estacionalidad (Janson y Verdolin, 2005; Lindburg, 1987). Por otro lado, cuando la sincronización se produce de manera diferencial entre los distintos grupos dentro de una población, con independencia de cómo sea su patrón, que puede ser estacional o no, los diferentes procesos, entre los que se incluye la sincronía ovárica, suelen ser conocidos bajo la etiqueta general de sincronía (Di Bitetti y Janson, 2000; Janson y Verdolin, 2005). La sincronía ovárica y la estacionalidad, aunque ambas relacionadas con la estrategia reproductiva de la hembra, son fenómenos que se expresan en diferentes niveles demográficos y cuyos patrones y presiones de selección no tienen por qué coincidir (Janson y Verdolin, 2005). Por ejemplo, existen poblaciones con una clara reproducción estacional y en las que, sin embargo, sus hembras no presentan una sincronización de sus fases ováricas (e.g. Pereira, 1991; Setchell et al., 2011). Las características y las posibles funciones de la sincronía ovárica ya han sido expuestas en el punto anterior, por lo que a continuación, nos centraremos en la estacionalidad.

La disponibilidad de alimento y la temperatura son los dos principales determinantes del balance energético en los individuos y la variación de éste a lo largo del año se piensa que constituye la causa última de la estacionalidad reproductiva en mamíferos (Bronson, 2009; Ims, 1990). A su vez, la variación en la disponibilidad de alimentos está determinada de manera indirecta por la estacionalidad de los factores climáticos ya que éstos influyen sobre la fenología de las plantas (Hill y Dunbar, 2002; van Schaik y Brockman, 2005). En consecuencia, el inicio de la vida reproductiva (i.e. menarquía) y los principales eventos reproductivos; concepciones, nacimientos y reanudaciones de la fase de ciclos ováricos después de una lactancia, pueden presentar una distribución estacional que respondería al ajuste temporal de los mismos en función del balance energético con el fin de optimizar la inversión en reproducción (Bronson, 2009; Ims, 1990; Janson y Verdolin, 2005). La ocurrencia de los eventos reproductivos puede estar limitada a un cierto periodo del año, aunque también se puede dar el caso en el que, a pesar de que los eventos reproductivos puedan ocurrir en cualquier mes, éstos se encuentren distribuidos de manera no uniforme a lo largo del año. Ambas situaciones serían ejemplos de estacionalidad, en el primer caso, la población en cuestión estaría caracterizada por poseer una estación reproductora mientras que la segunda población se caracterizaría por exhibir picos en sus eventos reproductivos (Lancaster y Lee, 1965; Lindburg, 1987). Esta distinción viene a ilustrar el hecho de que existen diversas

estrategias en la optimización del momento en el que ocurren los eventos reproductivos, las cuales dependerán de la ecología y los rasgos de las trayectorias vitales que caracterizan a cada especie (Ims, 1990; Lindburg, 1987; van Schaik y van Noordwijk, 1985).

Brockman y van Schaik (2005a) adaptaron los conceptos de reproductores acumuladores y no acumuladores (*capital e income breeders* en su denominación en inglés), que en su concepción inicial hacen referencia a las decisiones tácticas que influyen el momento y el tamaño de la puesta en aves (Drent y Daan, 1980) y que, posteriormente, su concepción fue ampliada para incorporar las decisiones relativas a todo el ciclo reproductivo no sólo en aves, sino en otros grupos animales (Stearns, 1992), a los ciclos reproductivos de primates caracterizados por su prolongada duración. El aporte fundamental de su modelo heurístico, denominado modelo del continuo acumulador-no acumulador, es la identificación de forma precisa de los eventos reproductivos que se encuentran relacionados con las variaciones estacionales en la disponibilidad de alimentos. Además, relaciona los dos tipos de estrategias con la predictibilidad del ambiente, con el tipo de señales empleadas para el ajuste estacional de los eventos reproductivos y con la extensión de la actividad sexual a lo largo del año. De esta manera, los reproductores no acumuladores basan su reproducción en el ajuste de la fase más costosa de su ciclo reproductivo, generalmente la lactancia, con el periodo anual de máxima disponibilidad de alimentos. Para que esta estrategia sea beneficiosa los picos en la abundancia de alimentos deben ser predecibles y regulares ya que los individuos deben anticipar las concepciones para ajustar el periodo de lactancia con dichos picos estacionales en alimentos. Para ello, se piensa que emplean variables externas y, entre ellas, la que más importancia recibe es el fotoperiodo por ser una señal fiable ya que su patrón estacional no varía de año en año para una misma latitud (Di Bitetti y Janson, 2000; Lindburg, 1987; Rasmussen, 1985). A su vez, este tipo de reproductores suelen limitar su actividad sexual a un cierto periodo del año evitando de esta manera los nacimientos fuera de la estación más favorable. En el otro extremo del continuo se encuentran los reproductores acumuladores que basan el inicio de la reproducción en la adquisición de un cierto umbral de energía, manifestado en su estado corporal, por lo que las concepciones presentarán una distribución estacional ajustada a la disponibilidad de alimento a lo largo del año. Es decir, las concepciones en este tipo de reproductores tenderán a producirse después de los picos en abundancia de alimentos ya que después de

éstos es esperable que las hembras alcancen la condición corporal necesaria para concebir. A su vez, este tipo de estrategia es esperable que se produzca en ambientes en los que los picos en la disponibilidad de alimentos sean impredecibles siendo la condición corporal de la hembra el principal determinante del inicio de la reproducción (Beehner et al., 2006; Emery Thompson, 2013; Janson y Verdolin, 2005; Kummer et al., 1985; Richard et al., 2000; Silk y Strum, 2010). Por último, el modelo postula que los reproductores acumuladores no limitan su actividad sexual a un periodo concreto, por lo que las concepciones serán susceptibles de producirse en cualquier mes del año ya que dependen de la condición de la hembra y ésta, principalmente, de la disponibilidad de alimentos en un entorno no predecible. Los reproductores acumuladores y no acumuladores serían los extremos de un continuo donde se encontrarían una serie de especies con características intermedias y que podrían responder a ambos tipos de señales (internas y externas) para el inicio de la reproducción (reproductores no acumuladores relajados; *relaxed income breeders* en su denominación en inglés).

El modelo heurístico propuesto por Brockman y van Schaik (2005a) ha resultado útil para el estudio de la diversidad en los patrones estacionales observados en primates (e.g. Carnegie et al., 2011; Emery Thompson, 2013; Erb et al., 2012; Janson y Verdolin, 2005; Lewis y Kappeler, 2005b; Tecot, 2010). Sin embargo, aunque la variación en la disponibilidad de los recursos tróficos es un factor muy importante en la determinación de los patrones de estacionalidad en la reproducción, no hay que olvidar que las variables climáticas también pueden tener un efecto directo sobre los eventos reproductivos (Bronson, 2009; Ims, 1990). La temperatura puede comprometer la energía necesaria para los ciclos ováricos debido a las demandas derivadas de la termorregulación (Anderson et al., 2006). Las temperaturas bajas tienen una serie de costes fisiológicos para el individuo expuesto a ellas (Beehner y McCann, 2008; Elizondo, 1977; Weingrill et al., 2004; Wittert et al., 1992) mientras que las altas se encuentran asociadas a una pérdida de agua que puede generar costes fisiológicos indirectos pero significativos (Brain y Mitchell, 1999; Pruetz, 2007; Stelzner, 1988). A su vez, cuando las temperaturas altas son extremas, éstas pueden afectar a la espermatogénesis disminuyendo la probabilidad de concepción (Bedford, 1991). Sin embargo, con frecuencia resulta complicado discernir entre los efectos directos e indirectos del clima puesto que habitualmente aquellas condiciones climáticas que influyen positivamente sobre la condición de la hembra

también lo hacen sobre la fenología de las plantas determinando periodos de alta disponibilidad de alimentos (e.g. Hill y Dunbar, 2002).

Por último, ya hemos comentado que las variables climáticas pueden afectar a la reproducción a un nivel proximal. En el caso de los reproductores no acumuladores las hembras deben concebir anticipadamente a los periodos de alta disponibilidad de alimentos para ajustar con este periodo la fase de máximo gasto energético (i.e. lactancia) y se ha demostrado que el fotoperiodo juega un papel muy importante en esa sincronización entre las dos fases (Di Bitetti y Janson, 2000; Lindburg, 1987; Rasmussen, 1985). De hecho el fotoperiodo es una clave climática ampliamente utilizada en numerosos taxa para optimizar el momento de la reproducción (Bradshaw y Holzapfel, 2007). Éste actúa a través del eje retinohipotalámico-pineal regulando la secreción de melatonina la cual, a su vez, modula el funcionamiento del mecanismo de regulación de las gonadotropinas influyendo sobre la reproducción (Bronson, 1995). Se ha demostrado que dicho eje es funcional en primates, sin embargo, en aquéllos con una estacionalidad no estricta (reproductores acumuladores) y, en general, para los mamíferos con una reproducción no estacional se ha sugerido que los niveles de melatonina y el mecanismo de regulación de las gonadotropinas se encuentran desacoplados, por lo que la función reproductora en estas especies no respondería a los cambios en la duración del día (Bronson, 1995; Prendergast et al., 2002). Sin embargo, los reproductores no acumuladores relajados, sí que serían capaces de responder al fotoperiodo además de a la condición física y existe cierta evidencia, aunque controvertida, de que en el caso de algunos primates caracterizados como reproductores acumuladores también mostrarían cierta respuesta al fotoperiodo (Bronson, 2004; Foster y Roenneberg, 2008; Prendergast et al., 2002; Wehr, 2001).

En definitiva, aunque hemos destacado a lo largo de la introducción la importancia de los factores sociales para el éxito reproductivo de las hembras de primates, sin duda, el ambiente físico y la biota asociada a éste son también elementos fundamentales en la determinación de las estrategias reproductoras de los individuos.

4. Especie de estudio

El babuino hamadriade constituye una de las 5 subespecies de babuino (Newman et al., 2004) que, a su vez, pertenecen a la familia Cercopithecidae, una de las más diversas

y exitosas del orden y en la que podemos encontrar, entre otros, a los macacos, los mangabeys, los langures, los colobos, los mdriles, los driles, los cercopitecos, etc. (Campbell et al., 2007; Fleagle, 1999). Los babuinos son primates de tamaño medio, terrestres y generalistas en su alimentación (Swedell, 2011). Entre las subespecies de babuinos existen ciertas diferencias morfológicas y comportamentales, algunas muy sutiles, pero otras muy marcadas, siendo consideradas hasta no hace mucho especies diferentes (Newman et al., 2004; Smuts et al., 1987). Sin duda, el babuino hamadríade, también llamado babuino del desierto o sagrado, es la subespecie que mayor divergencia presenta frente al resto, sobre todo, a nivel del comportamiento social (Henzi y Barrett, 2003; Kummer, 1968). Al mismo tiempo, las características del hábitat en el que se encuentra distribuida la subespecie difieren sustancialmente de las condiciones en otras poblaciones de babuino, con excepción, quizá, de algunas localizaciones en las que están presentes los babuinos chacma, como por ejemplo, en las montañas Drakensberg (Henzi et al., 1992; Henzi et al., 1999). Los babuinos hamadríades se distribuyen por el cuerno de África (Eritrea, Djibouti, el este de Etiopía y el norte de Somalia) y en la zona sudoeste de la península arábiga (sudoeste de Yemen y de Arabia Saudí) ocupando regiones semiáridas o áridas en tierras bajas, aunque también pueden encontrarse en las tierras altas de Etiopía y Eritrea (Swedell, 2011). Por tanto, las condiciones de temperatura, tanto máximas como mínimas, así como la precipitación y la abundancia de recursos tróficos suelen tomar valores extremos en comparación con los que se encuentran en las áreas de distribución de otras subespecies (Swedell, 2011). Es decir, las temperaturas máximas son mayores, las mínimas menores y la precipitación media más escasa, condicionando la abundancia de recursos tróficos. La divergencia en el sistema social que presentan los babuinos hamadríades, en términos generales, responde bien a las predicciones derivadas de los modelos socioecológicos y, especialmente, de aquellas aproximaciones que incluyen el conflicto sexual como factor importante en la determinación de la estructura de las relaciones intersexuales en los grupos (Henzi y Barrett, 2003; Henzi y Barrett, 2005; Sterck et al., 1997).

El sistema social de los babuinos hamadríades se caracteriza por ser multinivel, es decir, que está constituido por varias unidades sociales organizadas de manera jerárquica (Kummer, 1968). Se han identificado hasta cuatro niveles en su organización. El nivel básico está constituido por las unidades unimacho (OMUs en sus siglas en inglés), formadas por un macho reproductor y una o varias hembras adultas con sus respectivas

crías o individuos juveniles. A su vez, asociados a estas unidades puede existir uno o varios machos llamados “seguidores” que, pese a formar parte de la unidad, no copulan con las hembras. La gran mayoría de las interacciones entre los individuos ocurren a este nivel, por tanto, las OMUs corresponden a la unidad reproductiva y social básica del sistema (Kummer, 1990, 1968; Swedell, 2006). El siguiente nivel de organización es el clan, formado por dos o más OMUs cuya asociación espacial es más estrecha en relación a la que establecen con otras OMUs y dentro del cual los machos líderes de las unidades, presumiblemente, están emparentados entre sí (Abegglen, 1984; Colmenares, 1992; Schreier y Swedell, 2009). El siguiente nivel es el de la banda, formada por la agrupación de un cierto número de OMUs que pueden estar organizadas en clanes o no. Las bandas son consideradas grupos homólogos a las tropas multimacho-multihembra características del resto de subespecies de babuinos y, por tanto, representan las unidades de forrajeo (Barton, 2000; Henzi y Barrett, 2003; Kummer, 1968). Constituyen además el nivel superior con identidad permanente. Por último, varias bandas pueden agruparse formando una tropa. Estos grupos se constituyen en los roquedos donde pernoctan los individuos y responden únicamente a la escasez de éstos (Kummer, 1968; Swedell, 2006).

El patrón de dispersión y de filopatría también difiere del presentado por otras subespecies. Tanto los machos como las hembras habitualmente abandonan la OMU natal alrededor de la madurez sexual, sin embargo, suelen permanecer dentro de la misma banda (Sigg et al., 1982; Swedell et al., 2011; Swedell y Woolley-Barker, 2001). Los machos establecerán nuevas OMUs pudiendo quedar asociadas junto a la unidad natal formando un clan o asociarse al clan natal ya existente (Abegglen, 1984; Sigg et al., 1982). Las hembras, además de esta dispersión primaria, usualmente cambian de OMU a lo largo de su vida adulta (i.e. dispersión secundaria), manteniendo un baja frecuencia de abandono de la banda natal. Al tratarse de un sistema social multinivel, es difícil asignarle una de las etiquetas clásicas al patrón de dispersión tanto de machos como de hembras. Lo que parece claro es que en ambos sexos se produce una dispersión social primaria y/o secundaria en ausencia de dispersión espacial (Isbell y Van Vuren, 1996), ya que tanto los machos como las hembras tienden a permanecer en las bandas natales asociadas a áreas de forrajeo familiares (e.g. Swedell et al., 2011). La dispersión secundaria de las hembras no se produce de forma voluntaria, como ocurre en otras especies con dispersión de las hembras (e.g. gorillas: Robbins et al., 2009), sino que en la mayor parte de los casos son transferidas forzosamente por los machos en procesos en los que puede estar implicada

una agresión abierta entre los machos competidores o en los que no se registra dicha agresión (Abegglen, 1984; Kummer, 1968; Pines y Swedell, 2011; Swedell et al., 2011). Este tipo de transferencias forzadas (en adelante nombradas simplemente como transferencias o bien como abducciones) limitan la capacidad de las hembras de trasladarse con parientes o hacia unidades que los contengan, de manera que, las hembras dentro de las OMUs tienden a no estar emparentadas (Colmenares, 2004). Este hecho, junto a la posibilidad de que los clanes estén formados por machos emparentados (Abegglen, 1984; Colmenares, 1992), indica que el patrón de filopatría en los hamadriades es principalmente masculino. Es más, dentro de las OMUs, el vínculo más fuerte es el que se establece entre las hembras y el macho líder de la unidad dando lugar a un patrón de “vínculos cruzados” (*cross-bonding*) (Barton et al., 1996). Aunque este patrón ha sido matizado por Swedell (2002, 2006) al mostrar que las hembras, cuando tienen la oportunidad, tienden a mantener relaciones afiliativas entre ellas, no invalida la importancia del vínculo intersexual en la subespecie ni el hecho de que la sociedad de los hamadriades sea una en las que mayor impacto tiene el control del macho sobre el sistema social (Colmenares, 2004; Swedell y Saunders, 2006; Swedell y Schreier, 2009).

Otra característica sobresaliente del comportamiento social de los babuinos hamadriades y que refleja ese control masculino en el sistema social es el pastoreo (sensu Kummer, 1968). El pastoreo se caracteriza por un conjunto de demostraciones agresivas o amenazantes realizadas por los machos líderes de OMU hacia sus hembras con el objeto de reducir la distancia entre éstas y el macho y/o evitar o interrumpir las interacciones de las hembras con miembros de fuera de la unidad, ya sean otras hembras o machos (Kummer, 1968, 1990). Entre los comportamientos agresivos o amenazantes que el macho puede mostrar están incluidos desde manifestaciones agresivas sin contacto como el levantamiento de cejas, las cargas o la persecución, hasta demostraciones agresivas con contacto que pueden ser simples agarrones hasta compresiones contra el suelo o el característico mordisco en la nuca y la espalda. A su vez, estos comportamientos pueden estar organizados en secuencias que se repiten varias veces durante el evento del pastoreo extendiéndose en el tiempo varios minutos (Kummer, 1968; Swedell, 2006). Los machos pastorean regularmente pero con relativa poca frecuencia a las hembras de sus unidades. Sin embargo, se han identificado tres contextos en los que los machos aumentan su frecuencia de pastoreo; por un lado, hacia aquellas hembras de su unidad que presentan hinchazón sexual, por otro lado, durante o después de una transferencia y

presumiblemente hacia la hembra que ha sido transferida y finalmente, cuando los machos jóvenes sin una OMU establecida tratan de formar su unidad inicial mediante la abducción de hembras adolescentes (Abegglen, 1984; Colmenares y Anaya-Huertas, 2001; Kummer, 1968; Swedell y Schreier, 2009). En el primer contexto, el pastoreo se encuentra asociado al estado reproductor de la hembra ya que la hinchazón sexual se considera una señal probabilística del momento de la ovulación (Nunn, 1999a; Shaikh et al., 1982; Wildt et al., 1977) cumpliendo uno de los requisitos de las agresiones coercitivas (Muller et al., 2009b). En el segundo contexto, se ha propuesto que el pastoreo podría condicionar la conducta de la hembra abducida promoviendo un cambio comportamental en ella y su incorporación a la nueva unidad (Swedell y Schreier, 2009). A su vez, parece razonable pensar que en el tercer contexto la agresión pueda, a si mismo, funcionar condicionando el comportamiento de la hembra adolescente forzando su adhesión con macho agresor. En definitiva, el pastoreo en babuinos hamadriades es un comportamiento que parece adecuarse a las definiciones, tanto de *pastoreo*, como de *castigo*, ofrecidas por Muller et al. (2009b), así como, parece estar implicado en la separación forzada de una hembra de su unidad social (i.e. *secuestro*) (Muller et al., 2009b; Swedell y Schreier, 2009) lo que ha llevado a que sea considerado un comportamiento coercitivo en los diversos contextos en los que se presenta (Colmenares et al., 2002; Kummer, 1968; Swedell y Schreier, 2009). Sin embargo, no se han evaluado las consecuencias de dicho comportamiento para la eficacia biológica de las hembras, algo que resulta necesario para su correcta caracterización como comportamiento coercitivo.

Por último, los babuinos están caracterizados como una especie de reproductores acumuladores. Por un lado, los eventos reproductivos pueden ocurrir durante todo el año, es decir, no existe una estación reproductiva, sin embargo, éstos pueden estar distribuidos de manera no uniforme mostrando picos anuales (Altmann, 1980; Chalyan et al., 1994; Cheney et al., 2004; Lindburg, 1987; Lycett et al., 1999; Swedell, 2011; Zuckerman, 1932). Por otro lado, esta estacionalidad está generalmente relacionada con una variación en la disponibilidad de los recursos tróficos a lo largo del año que influye en la condición corporal de la hembra y en su probabilidad de concepción (Beehner et al., 2006; Chalyan et al., 1994; Kummer, 1968). Y en último lugar, los babuinos suelen vivir en ambientes impredecibles tanto en el corto como en el largo plazo (Altmann et al., 2002; Norton et

al., 1987) lo que constituye la característica ambiental esperada en los reproductores acumuladores.

Sin embargo, en los babuinos hamadriades, además de la disponibilidad en los alimentos, las condiciones climáticas podrían ejercer un efecto directo sobre la reproducción debido a las características extremas de su ambiente (Swedell, 2011). A su vez, aunque existen numerosos estudios en los que se investigan los patrones estacionales en babuinos, la mayoría de ellos se centran en la estacionalidad en las concepciones y en los nacimientos. En cambio, la distribución de otros eventos reproductivos importantes como son la menarquía o la reanudación de los ciclos ováricos después de la lactancia se encuentran menos estudiados y estos estudios se concentran principalmente en humanos (e.g. Karapanou y Papadimitriou, 2010; Tavares et al., 2004; ver, sin embargo Alberts et al., 2005; Bentley-Condit y Smith, 1997)

5. Objetivos generales del estudio

Los grupos sociales en primates aparecen como consecuencia de la selección sobre los individuos de ciertas estrategias comportamentales que estarían relacionadas, principalmente, con la adquisición y explotación de los recursos tróficos y la evitación de la depredación (Clutton-Brock, 1989, 2009b; Crook et al., 1976; Dunbar, 1988, 1989; Fuentes, 2007; Krebs y Davies, 1993). De esta manera, algunas de las relaciones que se establecen entre los individuos tienen un carácter afiliativo y supuestamente beneficiarían en el corto y/o largo plazo a los individuos involucrados (e.g. Silk et al., 2010; Sussman et al., 2005). Pero el entorno social también crea contextos en los que los intereses de los individuos divergen, dando lugar a situaciones de competencia y conflicto. Consecuentemente, es esperable que los individuos hayan desarrollado estrategias que les permitan gestionar estos retos sociales surgidos como consecuencia de la selección de la vida en grupo. A su vez, los factores sociales han sido reconocidos como un componente importante, junto a los factores ecológicos, en la determinación y evolución de los sistemas sociales de primates (Janson, 2000; Overdorff y Parga, 2007; Sterck et al., 1997).

En este contexto, resulta de especial interés el estudio de la formación de las relaciones intersexuales en diadas en las que, a pesar de derivar un beneficio a largo plazo, consecuencia de la reproducción, puede ocurrir una situación de conflicto que se

expresa a corto plazo. Por ello, nuestro interés general en este estudio es determinar los patrones comportamentales involucrados en la formación de díadas intersexuales con una profunda asimetría de poder, en las que la manifestación del conflicto sexual resulta probable, y las posibles consecuencias evolutivas de este proceso para los individuos y el sistema social. Además, este proceso no ocurre en aislamiento, por lo que también estamos interesados en la influencia del entorno social sobre éste.

Los procesos de transferencias de individuos entre grupos sociales junto a las características del sistema social de los babuinos hamadriades nos ofrecen un buen escenario en el que estudiar las cuestiones anteriormente señaladas. En concreto, en los siguientes tres capítulos se van a abordar las siguientes preguntas generales: (1) ¿qué procesos comportamentales se encuentran asociados a la formación del vínculo intersexual en parejas con una fuerte diferencia en tamaño corporal y en un contexto social?, (2) ¿qué consecuencias tienen para la eficacia biológica de las hembras las estrategias empleadas por los machos en la formación del vínculo? y (3) ¿muestran las hembras contra-estrategias que disminuyan el control coercitivo del macho sobre ellas?

De esta manera, en el capítulo 2, estudiamos el papel de la agresión y la afiliación, medida mediante el espulgamiento, en la formación de la relación entre el macho propietario y la hembra que se incorpora a la unidad tras un proceso de abducción, y la influencia del contexto social en el proceso. Por tanto, nos centramos en las consecuencias inmediatas que el proceso de abducción tiene sobre la estructura social de la OMU. Por un lado, contrastamos la hipótesis del condicionamiento (Swedell y Schreier, 2009) que plantea que tras un proceso de transferencia, los machos emplean el pastoreo para producir en la hembra recién adquirida un cambio comportamental condicionándola a seguir a su nueva unidad y evitando el contacto con su anterior OMU. Analizamos las tasas de pastoreo antes y después de las abducciones para comprobar las predicciones derivadas de la hipótesis, principalmente, de que el aumento en las tasas de pastoreo que se produce después de una abducción está focalizado sobre la hembra recién adquirida. Por otro lado, el papel del espulgamiento en el contexto de la abducción también es analizado. Aunque el espulgamiento se produce en contextos relajados y es interpretado como una inversión que realizan los compañeros en su relación (Cords, 1997; Dunbar, 1991; Silk, 2002), es también ampliamente utilizado en situaciones de estrés, por ejemplo, tras episodios agonísticos (Swedell, 2006). En este contexto, una de

sus posibles funciones es la de apaciguar al agresor (Aureli, 1997), por lo que, hipotetizamos que después de una proceso de abducción, la hembra abducida debería aumentar sus niveles de espulgamiento hacia el macho agresor y debería hacerlo en función de la agresión recibida reduciendo la ansiedad de éste y acelerando la formación de la relación. Por último, es esperable que el contexto social (i.e. las hembras residentes en la OMU) influya en el proceso de formación de la relación. Por esta razón, analizamos el efecto de la competencia entre las hembras, empleando el tamaño de la OMU como indicador, en las tasas de pastoreo y espulgamiento.

En el capítulo 3 se investigan las consecuencias últimas del proceso de abducción sobre las hembras involucradas. Por tanto, lo que se estudia es el efecto de los procesos comportamentales descritos en el capítulo anterior sobre el éxito reproductivo de las hembras implicadas y, específicamente, sobre la duración de sus intervalos entre nacimientos y los tiempos de concepción. Es crítica la evaluación de los costes para la eficacia biológica de la hembra de una conducta agresiva o amenazante para una correcta identificación de las presiones de selección subyacentes y para poder distinguir la función de dicho comportamiento como coercitivo o implicado en el cortejo. En este capítulo se contrasta la hipótesis del secuestro que postula que la dispersión de las hembras en el babuino hamadriade está más relacionada con la estrategia coercitiva del secuestro que con una verdadera estrategia reproductiva de la hembra (Swedell et al., 2011).

Si la coerción tiene un papel preponderante en el sistema social de los babuinos hamadriades, sería esperable que las hembras exhibiesen estrategias para contrarrestar el control coercitivo de los machos. Esta cuestión se aborda en el capítulo 4. Una de las estrategias disponibles para las hembras, que produce una reducción en el control del macho sobre ellas, consiste en la sincronización de sus ciclos ováricos (Ostner et al., 2008; Poikonen et al., 2008). Sin embargo, el solapamiento de fases fértiles en las hembras y, en concreto, entre aquéllas que comparten OMU en hamadriades, aumenta la competencia intrasexual por el acceso al macho y reduce la probabilidad de concepción de éstas (Cheney et al., 2012; Huchard y Cowlshaw, 2011; Nitsch et al., 2011; Stockley y Bro-Jørgensen, 2011; Zinner et al., 1994) penalizando su uso como estrategia reproductiva. Adicionalmente, estudios recientes no han encontrado ni sincronía ni asincronía entre los ciclos ováricos de las hembras hamadriades pertenecientes a la misma unidad (Tobler et al., 2010) y en un plano más general, se ha puesto en duda que las hembras sean capaces de modificar facultativamente el grado de sincronía entre sus ciclos

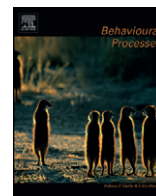
(Clarke et al., 2012). No obstante, exploramos la posibilidad de que el uso de la sincronía como contra-estrategia a la coerción esté condicionado por factores demográficos no contemplados en los anteriores estudios. En concreto, las estrategias reproductivas de las hembras es esperable que varíen dependiendo del tamaño de la OMU en la que se encuentren. Por un lado, la competencia por el acceso al macho será mayor en OMUs grandes en comparación con OMUs menores (Zinner et al., 1994) y por el otro, las tasas de pastoreo recibidas por hembras en OMUs pequeñas son mayores que las recibidas por hembras pertenecientes a OMUs grandes (Colmenares et al., 2002; Kummer et al., 1985). Por consiguiente, si las hembras de babuinos hamadriades pudiesen modificar facultativamente el grado de sincronización de sus ciclos ováricos, éstas deberían evitar coincidir simultáneamente en sus fases fértiles en OMUs grandes lo que reduciría la competencia entre ellas por el acceso al macho y deberían mostrar ciclos sincrónicos en OMUs pequeñas en las que la competencia es baja pero la agresión más intensa como estrategia para reducir ésta última.

Por último, aunque los objetivos generales de este trabajo se encuentran relacionados con el efecto del conflicto sexual sobre el sistema social y el éxito reproductivo de las hembras, el resto del ambiente, tanto biótico como abiótico, en el que viven los individuos también va a influenciar de manera notable las opciones comportamentales y, en definitiva, las estrategias reproductivas de los individuos. A este respecto, en el capítulo 4 también se investiga la estacionalidad reproductiva y de qué manera las variables climáticas afectan a la ocurrencia de los distintos eventos reproductivos a lo largo del año. Por un lado, se estudiaron los posibles efectos de las temperaturas mínimas y máximas sobre los eventos reproductivos (hipótesis de la termorregulación) y por el otro, los posibles efectos proximales de las variables climáticas (señales externas) en una especie caracterizada como reproductor acumulador y en la que la principal señal que determina el inicio de la reproducción es la condición de la hembra (señal interna) (hipótesis de las señales mixtas). La estacionalidad reproductiva forma parte del fenómeno más global de la sincronía reproductiva en el cual se incluye la sincronía ovárica, aunque las presiones de selección en uno y otro caso pueden ser muy diferentes.

Capítulo 2

Behavioural processes in social context: female abductions, male herding and female grooming in hamadryas baboons

In collaboration with Fernando Colmenares



Behavioural processes in social context: Female abductions, male herding and female grooming in hamadryas baboons

Pablo Polo, Fernando Colmenares*

Grupo UCM de Estudio del Comportamiento Animal y Humano, Departamento de Psicobiología, Facultad de Psicología, Universidad Complutense de Madrid, Campus de Somosaguas, 28223 Madrid, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 27 July 2011

Received in revised form 10 February 2012

Accepted 16 February 2012

Keywords:

Female abduction

Herding

Grooming

Group size

Bonding

Sexual conflict and coercion

Hamadryas baboon

ABSTRACT

The formation of bonds between strangers is an event that occurs routinely in many social animals, including humans, and, as social bonds in general, they affect the individuals' welfare and biological fitness. The present study was motivated by an interest in the behavioural processes that drive bond formation in a social context of hostility, in which the incumbent partners vary greatly in physical power and reproductive interests, a situation in which individuals of many group-living species find themselves often throughout their lives. We focused on the quantitative analysis of female abductions via male aggressive herding in a nonhuman primate, the hamadryas baboon, in which intersexual bonds are known to be strong. We tested three hypotheses informed by sexual conflict/sexual coercion theory (male herding-as-conditioning and female grooming-as-appeasement) and by socioecological theory (unit size and female competition). The results supported the predictions: males resorted to coercive tactics (aggressive herding) with abducted females, and abducted females elevated the amount of grooming directed at their new unit males; in fact, they escaped from the otherwise negative effect of unit size on female-to-male grooming. These findings reveal that conflicts of interest are natural ingredients underpinning social bonds and that resorting to coercive aggression may be an option especially when partners differ greatly in their physical power.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Dispersal from the natal group around puberty and subsequent transfers between breeding groups are critical decisions in the individuals' life history, as they seriously affect their survival and their reproductive success (Alberts and Altmann, 1995; Isbell, 2004). Among mammals in general (Clutton-Brock, 1989) and primates in particular (Pusey and Packer, 1987), female transfer is less common than male transfer, especially in polygynous species. Nevertheless, among primates there are a number of species in which female transfer or even transfer by either sex is common place (see Campbell et al., 2011 for reviews). Among African papionin species (baboons, mandrills, and mangabeys), the majority stick to the standard mammalian pattern of female philopatry and male dispersal; however, there is an outstanding exception, the hamadryas baboon, *Papio hamadryas hamadryas* (Swedell, 2011; Swedell et al., 2011).

In effect, hamadryas live in multilevel societies (wild: Abegglen, 1984; Schreier and Swedell, 2009; captivity: Colmenares, 1992; Colmenares et al., 2006) consisting of reproductive one-male/multi-female units, or OMUs, clans (comprising several

OMUs), bands (comprising several clans and single-OMUs), and troops (comprising several such bands), and, although disinclined to disperse, both males and females may eventually end up mostly in non-natal clans, but within natal bands, and less often in non-natal bands (Swedell et al., 2011). Of special interest in the context of the present study are two unique characteristics of the hamadryas' social system related to the mode of female dispersal. First, unlike other female transfer species, hamadryas females do not usually transfer voluntarily across OMUs, instead they are either forcibly transferred by males during takeovers involving overt aggression with their current leader (Abegglen, 1984; Swedell et al., 2011) or coercively abducted without fighting with him (Pines and Swedell, 2011). Second, hamadryas males have evolved a highly efficient behavioural mechanism to prevent their females from mating with potential rivals, namely, herding. Although herding may include behaviours that strictly are non-aggressive (e.g., the "possession grip", Kummer, 1995), however, its salient signature is the suite of aggressive behaviours that males most typically deploy, including threat gestures, lunges and physical contact, the most intense of which is the ritualised bite on the female's upper back or the nape of the neck (Kummer, 1968, 1995).

Whatever the mode of female acquisition, takeover or abduction, female transfers in hamadryas are events in which aggressive overtures of varying intensity occur and in which the new male and

* Corresponding author. Tel.: +34 913943065; fax: +34 913943189.
E-mail address: colmenares@psi.ucm.es (F. Colmenares).

the transferred female(s) are involved (Abegglen, 1984; Swedell, 2006). In hamadryas, female transfers are stressful experiences for incumbent females as they need to cope with two difficult problems at a time: newly acquired females are bound to form a relationship with their new unit male, and they have to do that in a social context in which hostility by the resident females is likely to be an important issue.

The present study analyses data on seven female transfers via abductions recorded in a multilevel colony of hamadryas baboons, when their leader male was temporarily removed for the treatment of wounds accidentally caused by a sliding door (Colmenares et al., 2006). Our primary interest is to capitalize on the opportunity that these observations offer to explore some of the processes that underpin the formation of relationships within social groups (Kummer, 1975, 1978) and to empirically test predictions that follow from socioecological theory (e.g., Henzi and Barrett, 2003), and from the branch of sexual conflict theory (e.g., Arnqvist and Rowe, 2005; Watson-Capps, 2009; Stumpf et al., 2011) known as sexual coercion theory (e.g., Smuts and Smuts, 1993; Clutton-Brock and Parker, 1995; Muller et al., 2009). The hamadryas' social system, in general, and the context of female abductions, in particular, provide a good model to address issues of wide theoretical interest such as the role of male sexual coercion in the establishment of male–female bonds, the social counterstrategies made up by females in order to minimise costs when the expression of their mate preferences is substantially suppressed and, importantly, how females manage to navigate through this challenging situation in a social context of predictably increased competition with the resident females (e.g., Sterck et al., 1997; Isbell and Young, 2002; Henzi and Barrett, 2003).

Observations on the group structure and social behaviour of hamadryas baboons generally fit well with predictions from socioecological theory (e.g., Dunbar, 1988; van Schaik, 1989; Barton, 2000; Henzi and Barrett, 2003; Colmenares, 2004; Swedell, 2006). The low predation pressure and the scarce and dispersed food resources encountered in the semi-desert habitats they inhabit do not select for female sociality, female philopatry or female bonding. And, as expected, hamadryas females neither usually aggregate into large social units (e.g., average size of breeding units of 1.3–2.87, see Swedell, 2006), nor do they usually form strong bonds with one another within the OMU (Colmenares, 2004; Swedell, 2006). In such a socioecological scenario, however, the females' major threat to their reproductive output comes from the aggression by adult males to which they and their offspring may be subjected, the latter potentially resulting in their death, during male takeovers or female abductions (Colmenares and Gomendio, 1988; Swedell and Tesfaye, 2003). Under these circumstances, females should be selected for establishing strong and potentially enduring bonds with powerful and protective males (van Schaik, 1996; Palombit, 2000), that is, for cross-sex bonding (Barton et al., 1996). As expected, unit males do display a distinctively strong inclination to protect their females and their offspring (Colmenares, 1997; Swedell, 2006) and grooming tends to occur between the unit females and their leader male and tends to be one-sided, with males mostly being the recipients (Colmenares, 2004; Swedell, 2006). Finally, although the ecological and social conditions in which hamadryas females make their living do not favour the occurrence of strong contest competition between them, the data available indicate that, as expected, inter-female contest and scramble competition for access to the unit male's services is a function of unit size (e.g., Kummer et al., 1985; Kummer, 1995).

Although the occurrence of male herding behaviour associated with female transfers through takeovers or abductions has been described in wild and captive populations of hamadryas baboons (Ethiopia: Kummer, 1968; Abegglen, 1984; Filoha: Swedell, 2000, 2006; Swedell and Tesfaye, 2003; Swedell and Schreier, 2009;

Swedell et al., 2011; Pines and Swedell, 2011; Madrid Zoo: Colmenares and Gomendio, 1988; Colmenares, 1992; Colmenares et al., 2006), so far there have been only two published quantitative studies of herding behaviour, one dealing with baseline data recorded in three differently sized OMUs in captivity (Colmenares et al., 2002) and the other analysing its occurrence in the context of five takeovers in the wild (Swedell and Schreier, 2009; see also Bergman, 2006). During the three female abductions described by Pines and Swedell (2011) at Filoha, aggressive herding by the abductors was observed, however, no quantitative information was provided. The first objective we tackle here is to analyse the contribution of male herding to the bonding process between the new male and the newly acquired females via abduction. It has been argued that if males use aggressive herding as a strategy of sexual coercion, then they should display higher rates when abducted females need to be conditioned into following their new male and when they are especially valuable as mating partners (Swedell and Schreier, 2009). Thus, the predictions from this *herding-as-conditioning hypothesis* that we set out to test are (1) that aggressive herding should be preferentially targeted at newly acquired females (see Swedell, 2006), and (2) that cycling females should be herded more frequently than amenorrhoeic females.

In socioecological studies of primates, social grooming is the behavioural measure most commonly analysed to behaviourally assess bonding between social partners (e.g., Dunbar, 1988; van Schaik, 1989; Henzi and Barrett, 2003). Although social grooming can and does occur in relaxed contexts and is thus interpreted as a form of investment in fitness-enhancing friendships and alliances (e.g., Kummer, 1978; Dunbar, 1988; Cords, 1997; Barrett and Henzi, 2001; Silk, 2002; Schino, 2007), however, the highest rates of social grooming are most likely to be displayed when individuals are anxious or distressed (Swedell, 2006). Thus, when an aggressive confrontation is likely to occur, when an actual fight is in progress, or when a round of hostilities has just ceased, antagonists and bystanders have been reported to increase substantially their engagement in social grooming, which may serve a variety of psychological and social functions, including, among others, stress alleviation, appeasement of aggressors, consolation of victims, and recruitment of agonistic support (De Waal and van Hooff, 1981; Aureli, 1997; Hemelrijk and Ek, 1991; Fraser et al., 2008). The second objective of our work is to analyse the role of grooming in bond formation between the new males and their abducted females. Our hypothesis is that in this stressful context, abducted females might use grooming as a strategy to appease their new male and to bond more quickly with him. According to this female *grooming-as-appeasement hypothesis* we predicted (3) that abducted females will be more active than the other females in grooming the unit male; and (4) that there should exist a positive relation between rate of herding received from the male and rate of grooming given by the female to him.

The social context in which the abduction event takes place is stressful for the abducted females not only because they are subjected to aggressive herding by the new male but also because their immigration increases the levels of female (contest or scramble) competition for access to the leader male (Kummer et al., 1985). Like hamadryas, gorillas are also a harem-forming, cross-sex bonded species in which silverback dominant males provide protection to the females against harassment by conspecifics and male infanticide. It has been reported that the levels of contest competition between the females for the proximity to the silverback increase as a function of harem size and that immigrant females are received with hostility (Watts, 2003; Harcourt and Stewart, 2007; Robbins, 2011). The third objective of the present study is to analyse the effect of unit size, taken as a proxy of female competition, on the rates of male herding and male–female grooming before and after the females' abduction. In studies conducted in the wild, Kummer

et al. (1985) reported that male herding decreased with unit size, and Swedell (2006) found that average female-to-male grooming was negatively associated with unit size. In a study in captivity, Colmenares et al. (2002) found that the per capita male herding was a U-shaped function of unit size, whereas the average female-to-male grooming was an inverted U-shaped function of unit size. In the present context of female abductions and male–female bond formation we predicted (5) that the relationship between male herding, female grooming and unit size would be influenced by the contribution of male-abducted female dyads. Thus, whereas in established male–female dyads, male herding and average female-to-male grooming should decrease with unit size (Colmenares et al., 2002), in newly established male–female dyads, however, both measures should increase, as predicted by the herding-as-conditioning and the grooming-as-appeasement hypotheses tested in this study regardless of the unit's size.

2. Materials and methods

2.1. Baboon colony and setting

The study was carried out on a well-established colony of hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) housed at the Madrid Zoo (band II, cf. Colmenares, 2004). The colony exhibit consisted of a large outdoor enclosure (36 m long, 26 m wide, and 7 m deep) and an attached indoor area. The enclosure was terraced and contained several climbing structures and a water-filled moat with several islands (e.g., Colmenares and Gomendio, 1988). The animals were fed once daily and water was available ad libitum. At the time this study was done, the colony comprised 18 adult males (12 harem leaders and six 5–7 years old followers), 36–40 sexually mature females, 15–19 juveniles and 24 infants under 1 year of age (at the beginning of the study). The 12 harems were organized in two clans of 3 and 4 one-male units, OMUs, respectively, and 5 single OMUs (Colmenares et al., 2006).

2.2. Subjects and study periods

The subjects of the study were the 12 unit leaders and their 40 adult females. The study was conducted from 1st January 1994 through 6th March 1995. On the 20th of October 1994 one of the harem leaders (Am) was removed for treatment due to an accidental wound caused by one of the enclosure sliding doors, and on the 14th of November he was reintroduced to the colony (Colmenares et al., 2006). As a consequence of Am's removal, his seven females were abducted by other unit leaders. On his return, he regained two of his former females, both of whom were pregnant before Am was removed. We divided the whole study into two periods; period I (pre-separation) lasted from 1st January until 19th October 1994 and period II (separation and reunion) spanned from 20th October 1994 until 6th March 1995.

2.3. Data collection and behavioural measures

Focal follows 15 min long were conducted on the 12 unit leaders. Altogether, 423 focal samples were completed, that amounts to 105.24 h of observation. During period I, 324 focal samples were done (80.68 h); during period II, 99 focal samples were conducted (24.56 h). During focal sampling (Altmann, 1974), the social interactions of the focal males with their females and with other males were recorded continuously on check-sheets in which sixty 15-s intervals were indicated. In this study we only analysed male herding and grooming between unit males and their females. Herding included behaviours such as threats, charges and several forms of contact aggression (e.g., hitting, pushing and biting) used by unit males towards their unit females. We calculated hourly

rates of herding received by each female, and estimated the time spent grooming for each dyad based on the % of 15 s intervals in which the behaviour was recorded. Since the animals' behaviour is time constrained (Dunbar, 1992), analysis of grooming time rather than other possible measures is probably more informative, especially when issues of competition and relationship investment are addressed.

2.4. Data analysis

Females were initially categorized as abducted, residents+, and residents0, where abducted were those who became attached to new OMUs when their former leader male, Am, was removed from the colony in period II; residents+ were females from OMUs that received immigrants in period II; and residents0 were females from OMUs that did not receive new females in period II. However, the first analyses revealed that the two status classes of resident females did not differ from each other, so we collapsed them into a single status category, namely, resident females, in the final analyses. Although there were 7 abducted and 33 residents, in practice, however, eight of the 40 females were excluded from all the analyses in order to avoid potential confounds. Four females were excluded because they attained menarche during period I. Two females because they returned to Am when he was reintroduced. Another female was excluded because she changed units at the end of period II. The eighth female was discarded because she died at the beginning of period II. Finally, there was another female who was identified as an outlier in the grooming analysis and was excluded from it. We used number of adult females in the OMU (i.e., unit size) as a proxy for the intensity of female competition.

Rates of male herding and percentages of time engaged in grooming between unit males and their females were worked out for each period, that is, there were comparable scores of each measure for each female obtained in two different "conditions". Period I was characterized by the absence of female transfers across OMUs: membership remained stable. In contrast, period II started when seven females were abducted by new males after their former leader male, Am, was removed; the membership of several OMUs changed.

Our general predictions posit (a) that *abduction*, and the ensuing process of bond formation between the abducted females and their new males, should influence both the rate of herding and the amount of grooming between them, and (b) that *unit size*, somehow indexing the level of female competition, should also have some impact on this behavioural process. Therefore, male herding, male grooming, and female grooming were the dependent variables in our analyses. We employed General Linear Mixed Models (LMMs) to analyse the data. The predictor variables were female status, period, and unit size. Female status, i.e., abducted versus resident, was entered as a fixed between-subject factor. Period, i.e., before (I) versus after Am's removal (II), was incorporated as a fixed within-subject factor. Unit size was entered in the analyses as a within-subject covariate. Females were incorporated as a random term. We followed a step-up strategy in order to choose the simplest model that provides the best fit to the observed data (West et al., 2007). We compared the fit of nested models with likelihood-ratio tests and used the Akaike information criterion (AIC) to compare two models fitted to the same set of observations when they were not nested (West et al., 2007). In this case, we followed the rule "smaller is better" (West et al., 2007). We specified full maximum likelihood estimation (ML) and Type III variance. Once the model was fitted; estimated marginal means and associated confidence intervals were employed, where appropriate, to compare female categories within and between periods while controlling for unit size. In all the statistics and figures showing estimated marginal means the unit size was set to four females.

Table 1
Predictors of male herding and pairwise contrasts.

Variable	Parameter estimate	Statistic ^a	Probability	% variance explained ^b
Intercept	1.381	$F_{(1,51.2)} = 40.719$	$P < 0.001$	
Unit size	−0.086	$F_{(1,57.5)} = 6.589$	$P < 0.05$	4.6%
Period × Female status		$F_{(3,43.2)} = 7.394$	$P < 0.001$	30.3%
PI × Resident	−0.790	$t_{(59)} \text{ ratio} = -4.455$	$P < 0.001$	
PI × Abducted	−0.818	$t_{(59)} \text{ ratio} = -3.767$	$P < 0.01$	
PII × Resident	−0.733	$t_{(59)} \text{ ratio} = -4.247$	$P < 0.001$	
PII × Abducted	0 ^c	—	—	
Fitted model				32.3%

^a *F*-tests are reported for model fixed effects, with numerator and denominator degrees of freedom in parentheses; *t*-tests are reported for estimated parameters of fixed effects, with degrees of freedom in parentheses.

^b Referred to the null model.

^c Reference parameter.

The pseudo R^2 index was used to estimate the percentage of variance explained by the final model (Zar, 1999). We checked for normality of the residuals and for homogeneity of intra-subject variance (i.e., variance in level 1). One sample *t*-tests, Pearson and Spearman correlation tests and nonparametric Mann–Whitney *U* tests and Wilcoxon tests were employed in performing complementary analyses. All the analyses were performed with HLM 6.08 and IBM SPSS 19 statistical packages. The global level of significance was set at $\alpha = 0.05$.

3. Results

3.1. Male herding

In period I, females were herded about once every 3 h on average (mean = 0.37, SE = 0.05, $N = 32$). In period II, however, this rate rose up to once per hour for abducted females (mean = 1.07, SE = 0.33, $N = 5$), whereas the rate of herding received by resident females remained roughly the same as in the previous period (mean = 0.40, SE = 0.08, $N = 27$). However, these means were not directly comparable with each other because unit size was found to influence the males' herding rates. Thus, we used a mixed model to control for the effect of this demographic factor on the rates of male herding. The adjusted model contained a main effect of unit size ($F_{(1,57.5)} = 6.589$, $P < 0.05$; Table 1) and an effect of the interaction between female status and period ($F_{(3,43.2)} = 7.394$, $P < 0.001$, Table 1). Comparisons between estimated marginal means indicated that abducted females were herded more frequently after the abduction than before (estimated marginal mean \pm S.E. difference = 0.82 ± 0.22 , $df = 32.3$, $P < 0.01$; Fig. 1). In addition, the rates

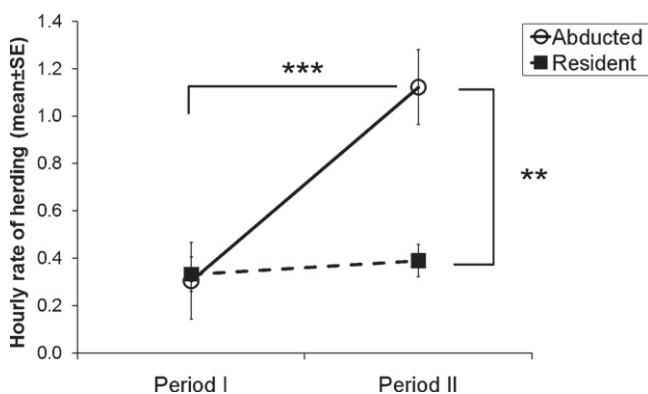


Fig. 1. Estimated marginal means \pm standard errors of hourly rates of male herding received by abducted and resident females during periods I and II. Unit size is evaluated for a value of four females. ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ (see Table 1 and text).

Table 2
Predictors of male grooming and pairwise contrasts.

Variable	Parameter estimate	Statistic ^a	Probability	% variance explained ^b
Intercept	10.055	$F_{(1,64)} = 69.272$	$P < 0.001$	
Unit size	−1.861	$F_{(1,64)} = 41.005$	$P < 0.001$	26.8%
Female status		$F_{(1,64)} = 5.670$	$P < 0.05$	8.11%
Resident	−2.758	$t_{(61)} \text{ ratio} = -2.380$	$P < 0.05$	
Abducted	0 ^c			
Fitted model				32.7%

^a *F*-tests are reported for model fixed effects, with numerator and denominator degrees of freedom in parentheses; *t*-tests are reported for estimated parameters of fixed effects, with degrees of freedom in parentheses.

^b Referred to the null model.

^c Reference parameter.

of herding they received were higher than those received by resident females (0.73 ± 0.17 , $df = 63.8$, $P < 0.001$; Fig. 1). In fact, resident females were herded similarly in either period (0.06 ± 0.10 , $df = 34.6$, ns; Fig. 1). In sum, the model indicated that the variance in herding rates during this study was mainly a function of female status. This interaction effect accounted for 30.3% of the total variance (Table 1).

There was only a near significant relation between a female's reproductive state and the amount of herding she received; thus, the females who were sexually receptive sooner after the abduction tended to be herded at a higher rate than were those who underwent sexual receptivity later (median_{early} = 1.33, median_{later} = 0.45; $U = 0$, $N_{\text{early}} = 3$, $N_{\text{later}} = 2$, $P = 0.08$).

3.2. Male grooming

In period I, to-be abducted females were groomed by their males 2.18% of the sampling time on average (SE = 1.93, $N = 5$), whereas to-be resident females were groomed a bit more, i.e., 3.49% (SE = 0.91, $N = 27$). In period II, however, this pattern was reversed. Abducted females received more grooming from their new males, i.e., 3.42% on average (SE = 1.99, $N = 5$) and residents were groomed less on average than in period I, i.e., 1.66 (SE = 0.61, $N = 27$). However, the influence of unit size was even stronger in this analysis than it was in the previous model, so we used a mixed model. The final fitted model accounted for 32.7% of the variance and revealed the existence of two main effects: unit size, that accounted for 26.8% of the variance, and female status, that accounted for 8.11% of the variance ($F_{(1,64)} = 41.005$, $P < 0.001$; $F_{(1,64)} = 5.670$, $P < 0.05$, respectively; Table 2). Abducted females received more grooming from their new unit males than did resident females (estimated marginal mean \pm S.E. difference = 2.76 ± 1.16 , $df = 64$, $P < 0.05$; Fig. 2), although this effect of female status was already present in period I.

The various analyses we performed to examine the contribution of males and females to their total rates of dyadic grooming yielded convergent results. In period I, females were more active groomers than were males ($t = 8.060$, $df = 31$, $P < 0.001$). In period II, both abducted as well as resident females displayed the same trend as in period I (abducted: $t = 3.933$, $df = 4$, $P < 0.05$; residents: $t = 3.821$, $df = 23$, $P < 0.001$). Finally, neither the abducted nor the resident females changed significantly their uneven contribution to the overall male–female grooming time across the two periods (Wilcoxon test; abducted: $Z = -0.674$, $N = 5$, ns; residents: $Z = -0.852$, $N = 24$, ns).

3.3. Female grooming

In period I, females groomed their unit males approximately 10% of the sampling time on average (SE = 1.17, $N = 31$). In period II, in contrast, abducted females increased slightly the time they spent

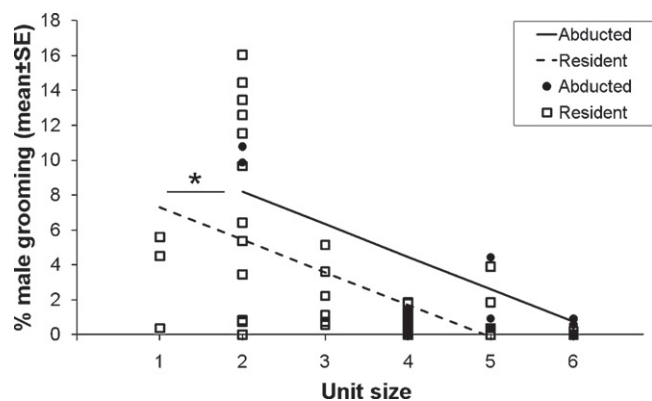


Fig. 2. Relationship between % of male grooming and unit size. Lines represent expected values of % male grooming along the observed range for each female status category. There were statistically significant differences in the intercept between abducted and resident females. * $P < 0.05$.

grooming their new males, i.e., 15.13% (SE = 0.98, $N = 5$) and, conversely, resident females groomed their males a bit less than they did before, i.e., 7.02% (SE = 1.24, $N = 26$). Again, we used a mixed model to control for the effect of unit size. The adjusted model contained a strong 3-way interaction between female status, unit size and period ($F_{(4,62)} = 5.279$, $P < 0.01$, Table 3) that accounted for 24.9% of the variance. Comparisons between estimated marginal means indicated that in period II, compared to resident females and after controlling for the effect of unit size, abducted females spent more time grooming their new males (estimated marginal mean \pm S.E. difference = 8.131 ± 2.209 , $df = 62$, $P < 0.001$; Fig. 3).

There was an overall positive correlation in period II between male herding received by the females and grooming given by females to the unit males ($r = 0.45$, $N = 31$, $P < 0.05$); nevertheless, this effect did not reach statistical significance when the analysis was done solely for the abducted females ($r_s = 0.30$, $N = 5$, ns). In period I the correlation was not statistically significant even when all females were considered in the analysis ($r = 0.096$, $N = 31$, ns).

3.4. Unit size

The number of females in the unit influenced how often on average they were herded by their unit males ($F_{(1,57.5)} = 6.589$, $P < 0.05$, Table 1) and how much time on average the unit's leader male spent grooming them ($F_{(1,64)} = 41.005$, $P < 0.001$, Table 2). In period I, the rate of herding was a function of unit size (Fig. 4a). Such an effect remained in period II, although abducted

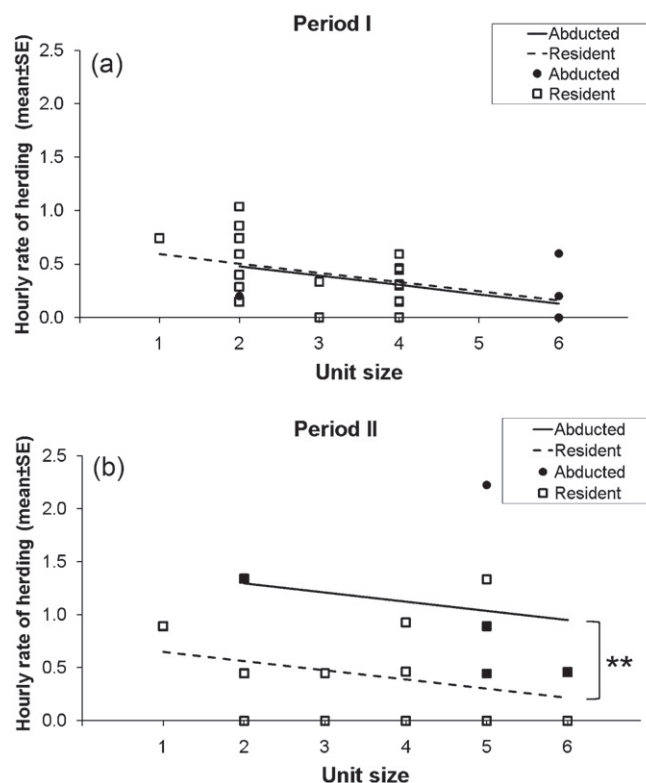


Fig. 4. Relationship between hourly rate of herding and unit size. (a) Period I: each point depicts an observed value of herding rate for an individual female according to female status (abducted versus resident). Lines represent expected values along the observed range for each female status category. There were no differences in the intercept between abducted and resident females. (b) Period II: each point depicts an observed value of herding rate for an individual female according to female status. Lines represent expected values along the observed range for each group of females. There were differences in the intercept between abducted and resident females.

females were herded more often than were resident females (Fig. 4b). Unit size had a strong effect on male grooming time (Fig. 2).

As regards female grooming, unit size only had an effect on the amount of grooming given by residents in period II ($t_{(57)}\text{ratio} = -3.799$, $P < 0.01$), which was significantly lower than that of abducted females' in the same period (estimated marginal mean \pm S.E. difference = -8.131 ± 2.209 , $df = 62$, $P < 0.001$, unit size = 4; Fig. 5).

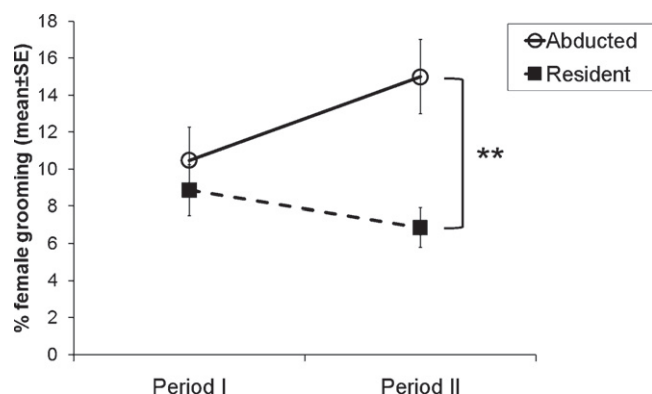


Fig. 3. Estimated marginal means \pm standard errors of percentage of female grooming given by abducted and resident females during periods I and II. Unit size is evaluated for a value of four females. ** $P < 0.01$ (see Table 3 and text).

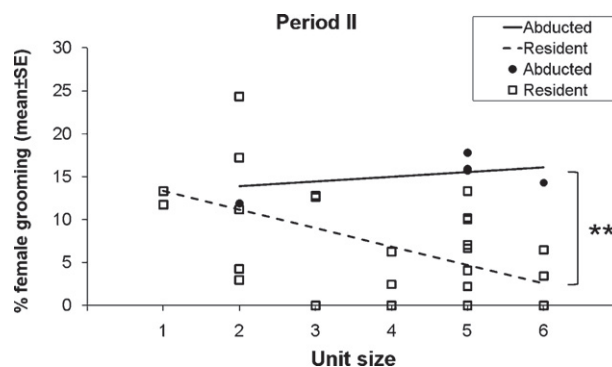


Fig. 5. Relationship between % of female grooming and unit size in Period II. Each point depicts an observed value of % female grooming for an individual female according to female status. Lines represent expected values along the observed range for each group of females. Residents' slope was statistically different from zero but abducted females' slope was not. ** $P < 0.01$.

Table 3
Predictors of female grooming.

Variable	Parameter estimate	Statistic ^a	Probability	% variance explained
Intercept	13.328	$F_{(1,62)} = 63.824$	$P < 0.001$	24.9%
Period \times Female status \times Unit size		$F_{(4,62)} = 5.279$	$P < 0.01$	
PI \times Res \times Unit size	−1.486	$t_{(57)} \text{ratio} = -1.920$	$P = 0.059$	
PI \times Abd \times Unit size	−0.949	$t_{(57)} \text{ratio} = -1.446$	$P = 0.154$	
PII \times Res \times Unit size	−2.154	$t_{(57)} \text{ratio} = -3.799$	$P < 0.01$	
PII \times Abd \times Unit size	0.557	$t_{(57)} \text{ratio} = 0.725$	$P = 0.471$	24.9%
Fitted model				

^a F -tests are reported for model fixed effects, with numerator and denominator degrees of freedom in parentheses; t -tests are reported for estimated parameters of fixed effects, with degrees of freedom in parentheses.

4. Discussion

Dispersing from familiar groups and transferring into unfamiliar social units are commonplace in group-living species, so these events provide an opportunity to tackle at least two issues of broad empirical and theoretical interest. First, they allow us to scrutinise the behavioural processes that take place when individuals unfamiliar to one another build their relationship (Kummer, 1975, 1978). Second, they allow us to explore the potential effect of the social context on the dyadic processes of relationship formation that emerge in this scenario (Kummer, 1975; Stambach and Kummer, 1982; Hinde, 1983). These were the theoretical issues that motivated our analysis; and the empirical scenario consisted of a set of systematic observations on female transfers across social units within a large multilevel band of hamadryas baboons in captivity (Colmenares et al., 2006). Although uncommon among mammals (Clutton-Brock, 1989), female dispersal does take place in a number of primate species (Moore, 1984; Di Fiore and Rendall, 1994; Campbell et al., 2011). Our study provided an added bonus to this situation, however, because in the hamadryas baboon, females are either forcibly taken over by unfamiliar males after defeating their former unit males (Abegglen, 1984; Colmenares, 1991; Swedell et al., 2011) or aggressively abducted without fighting with them (Pines and Swedell, 2011). In either case, females are forced to leave their former, familiar social units and to join new, unfamiliar units, and therefore they are placed in a rather stressful setting in which they have to deal with their new male (the primary partner) and with the male's resident females (the social context).

The predictions we set out to test were informed by socioecological theory (Sterck et al., 1997; Barton, 2000; Henzi and Barrett, 2003), and by sexual conflict/sexual coercion theory (Smuts and Smuts, 1993; Clutton-Brock and Parker, 1995; Arnqvist and Rowe, 2005; Muller and Wrangham, 2009; Stumpf et al., 2011). The hypotheses, the predictions that we tested, and a summary of the results obtained are presented in Table 4.

The test of the first hypothesis, i.e., that new males use herding to condition the abducted females into following them (Swedell and Schreier, 2009), was substantially supported. Thus, the abducted females were herded by their new males more frequently than they had been herded by their former established unit male (in period I, Fig. 1), and the new males also herded their abducted females more often than they herded their current resident females (in period II, Fig. 1). This higher rate of herding by unit males toward newly

immigrant females has also been reported by Swedell and Schreier (2009) in a quantitative study of five takeovers in a wild band of hamadryas. As for the predicted effect of the female's reproductive state, we found a trend consistent with the sexual coercion theory-derived prediction that the abducted females who were more likely to conceive were herded the most by the new males. The data set for this analysis was really meagre, though. Nevertheless, this prediction was also tested by Swedell and Schreier (2009) and their results were in the same direction. Moreover, we should stress that this is probably a robust finding any way, as it is consistent with results obtained in a previous, unpublished study that included a test of this hypothesis with a larger data set of male herding collected outside the context of takeovers or female abductions (Anaya-Huertas and Colmenares, 2002).

Although the findings from the present study of female abductions and of the role of aggressive herding by unit males during bond formation are certainly consistent with predictions from the sexual conflict/sexual coercion theory, however, they are also compatible with predictions from the male–male competition theory. In effect, male herding may also be triggered by male–male competition (Kitchen et al., 2009). Although in this study we did not witness events of agonism between the males during the female abduction process; however, there is evidence that when the socioeconomic sex ratio is low and, therefore, the level of male–male competition is likely to go up, males respond by increasing their rates of aggressive herding of the females (Kummer et al., 1985; Colmenares, unpublished). In any case, herding of females by male hamadryas is likely to serve several functions (see Kitchen et al., 2009 for chacma baboons), some of them are driven directly by intersexual conflict, but others are probably driven by male–male competition (Colmenares and Anaya-Huertas, 2001).

Outside the rather stressful circumstances that surround female transfers in hamadryas, the bond in established male–female dyads is typically enforced by male herding and by female grooming; the contribution of male grooming is certainly minor (Colmenares et al., 2002; Swedell, 2006). This study has confirmed this finding and has further documented that in the context of female abductions, the marked asymmetry in the grooming contribution of each partner is maintained.

Our second hypothesis predicted that abducted females would resort to grooming as a behavioural tactic to appease the new male and reduce his increased motivation to aggressively guard them. In fact, Swedell and Schreier (2009) speculated that female grooming

Table 4
Summary of results.

Hypotheses	Predictions	Supported
Herding as conditioning	Abducted females will be more herded than resident females	Yes
	Abducted females will be herded more often if they are cycling than if they are not	Partly
Female grooming as appeasement	Abducted females will be more active groomers than resident females	Yes
	There should be a positive relation between herding received and grooming given	Yes
Unit size and female competition	The effect of unit size on male herding and female grooming vanishes when the dyad involves abducted females, respectively	No, yes

might serve to reduce the new leader male's increased rate of agonism towards the females in their study of male takeovers in wild hamadryas. The results obtained in the present study support this hypothesis. We found that abducted females, the main targets of the male's aggressive herding, spent more time than resident (and established) females grooming their unit males, and that these two variables were positively associated but only after the seven female abductions had occurred (period II).

Unit size was found to be an important predictor of the mean rate of male herding (4.6%), and of the mean percentage of male-to-female grooming (26.8%), and female-to-male grooming (24.9%), the latter in interaction with female status and period, though (Tables 1–3 and Figs. 2, 4 and 5). These results indicate that male herding is far more influenced by female status than it is by unit size; that male grooming received by females is a linear, negative function of unit size; and that, as predicted by the hypothesis 3, the inverse relation between female-to-male grooming and unit size vanishes when new females are abducted and incorporated into an established social unit. Thus, after a female abduction event, the abducted female's grooming contribution to the establishment of the bond with her aggressive male partner emancipates from the otherwise significant and negative influence of unit size.

The fact that the amount of male investment in their unit females, via active grooming, decreases with unit size (Fig. 2) suggests that the abducted females' prospective pay-offs may vary as a function of the size of the new male's current social unit. Also, the finding that social access to the unit male by the females, via active grooming, is constrained by unit size and that from this effect only newly acquired females manage to escape (Fig. 5) suggests again that joining an unfamiliar unit might exacerbate female competition, especially when the target social unit is already large. In either case, it appears that our assumption that unit size may be used as a proxy of female competition was realistic (see also Kummer et al., 1985; Watts, 2003; Harcourt and Stewart, 2007; Robbins, 2011).

We would not like ending this paper without commenting on a couple of issues that would be worth addressing in the future. First, we assumed but did not test that male herding actually suppresses the female's ability to express their mating or social preferences, as sexual conflict theory predicts, and that it actually imposes costs on the females' fitness, as sexual coercion theory predicts (Muller et al., 2009; Stumpf et al., 2011). Certainly, the information available (see Kummer, 1995; Colmenares, 2004; Swedell, 2006) is fully consistent with such assumptions, but more direct quantitative tests would be welcome. In this respect, it is worth mentioning that Polo et al. (submitted) have found that male takeovers increase the length of the incumbent females' interbirth intervals and, therefore, appear to impose costs on the females' breeding performance. So, the aggressive herding used by leader males may be considered not just a form of aggressive mate-guarding, but as sexual coercion proper. Second, a better test of the female grooming-as-appeasement strategy would be to analyse behavioural sequences of male herding and female grooming. It is clear that much female grooming is triggered by male herding, however a finer-grained quantitative study remains to be done.

The formation of bonds of varying quality and intensity between strangers is certainly an event that many social animals, including humans, routinely experience and, as social bonds in general, they affect the individuals' welfare and biological fitness (e.g., Kummer, 1978; Dunbar, 1988; Cords, 1997; Dunbar, 2010). Intersexual bonds in the hamadryas baboon represent a good model to address issues relating to the management of bond formation and maintenance between partners that differ greatly in their physical power; this is a context in which the more powerful partner's temptation to resort to aggression to coerce the other is likely strong. In this species, socioecological factors have selected for strong intersexual bonds in a context in which male–male intrasexual competition,

sexual conflict and, finally, sexual coercion have also operated as key drivers of their sociality.

Acknowledgements

We are grateful to Pilar Torres-Romero for her generous contribution to data collection and coding and María Victoria Hernández-Lloreda for statistical advice. Pablo Polo was funded by a studentship from the Ministerio de Educación (Spain). Preparation of this paper was partly supported by project grants PSI2008-00526 from the Ministerio de Ciencia e Innovación (Spain) and GR35/10-A-940813 from the Universidad Complutense de Madrid (Spain) to F. Colmenares. We also thank the directorate of the Madrid Zoo for providing facilities for the maintenance of the long-term baboon research project.

Capítulo 3

**Male takeovers are reproductively
costly to females in hamadryas
baboons:**

**male coercion, male competition, or
female competition?**

In collaboration with María Victoria Hernández-Lloreda and Fernando Colmenares

1. INTRODUCTION

Darwin (1871) conceived sexual selection as consisting of two major mechanisms: intra-sexual competition in a scenario of limited breeding opportunities, and intersexual selection or choice of unequally attractive and valuable mating partners (Clutton-Brock, 2004). Mainstream views acknowledge that many sexually dimorphic traits displayed by both sexes may also reflect the operation of a third evolutionary force, namely, intersexual conflict (or conflict between the sexes) (Arnqvist y Rowe, 2005a; Chapman et al., 2003; Clutton-Brock y Parker, 1995; Parker, 2006). Sexual conflict theory claims that mating partners have both overlapping as well as divergent reproductive interests, as males and females generally differ in their reproductive rates and, therefore, in the way they can maximize their reproductive success by overcoming sex-specific constraints (Parker, 1979; Trivers, 1972). As a consequence, some sexually dimorphic traits have probably evolved in response to conflicts between the sexes, especially if the partners' divergent optima cannot be achieved simultaneously (Arnqvist y Rowe, 2005a; Parker, 2006). In this scenario, sexually antagonistic selection will emerge and may drive an arms race of strategies and counterstrategies between the sexes that can be expressed at different levels of biological organization (e.g. genomic, morphological, physiological, and behavioural) and at different stages throughout the reproductive process (e.g. prior to or after mating, during pregnancy, during lactation). At a behavioural level, conflicts between the sexes can be expressed via sexual coercion by males. Smuts and Smuts (1993), pp. 2-3] defined sexual coercion as the “use of force, or threat of force, that functions to increase the chances that a female will mate with him at a time when she is likely to be fertile, and to decrease the chances that she will mate with other males, at some cost to the female”.

There is growing recognition that sexual conflict is a significant evolutionary force (Arnqvist y Rowe, 2005a; Chapman et al., 2003; Clutton-Brock y Parker, 1995; Parker, 2006; Tregenza et al., 2006). However, the majority of empirical studies of sexual conflict have been done on invertebrates (for a review see Arnqvist y Rowe, 2005a). Recently, researchers from a number of disciplines including primatology, evolutionary anthropology, and behavioural biology, have started to investigate sexual conflict and sexual coercion in humans and in nonhuman primates (Borgerhoff Mulder y Rauch, 2009; Muller y Wrangham, 2009; Stumpf et al., 2011). Among mammals, anthropoid primates

are salient in that they display a suite of characteristics that make them especially prone to evolve sexually dimorphic traits via sexual conflict and sexual coercion. These include their multi-male, multi-female social systems; their promiscuous or polygynous (harem-defence) mating systems; their remarkable sexual dimorphisms in body size, weaponry and other elaborate ornaments; their long lactation periods during which they lack ovulatory cycling; their exposure to immigrant, potentially infanticidal males; and their asymmetries in levels of parental investment and reproductive rates (Clarke et al., 2009; Kappeler et al., 2003; Stumpf et al., 2011).

The sexual coercion hypothesis posits that males direct aggression toward females as a sexually selected strategy to control female sexuality. More specifically, male aggression against females (and their young) qualifies as sexual coercion if it (1) increases the aggressor male's mating and reproductive success, (2) suppresses the victim female's opportunity to choose her mating partners via limiting her promiscuity or via forcing her to mate with non-preferred males, and (3) imposes fitness costs on the victim female (e.g. Muller et al., 2009b; Smuts y Smuts, 1993). Any of these three consequences of male aggressive coercion, which are beneficial to aggressor males, at least the first and second ones, come clearly into conflict, however, with the victim female's reproductive interests.

Recent focused studies of sexual coercion by primate males have concentrated on just a few species, the chimpanzee (Muller et al., 2011; Stumpf y Boesch, 2010), the gorilla (Robbins, 2009), the chacma baboon (Kitchen et al., 2009), and the hamadryas baboon (Swedell y Schreier, 2009), that differ from one another along several dimensions, including the bonding system, the mating system, the dispersal and transfer patterns, and the mode of transfer (Robbins, 2011; Stumpf, 2011; Swedell, 2011). These and other studies show that aggressor males do benefit from practicing sexual coercion, and that the victim females' reproductive decisions are significantly constrained as a consequence. However, none of these studies addresses one of the key criteria for a male's aggressive behaviour to qualify as sexual coercion, that is, that it imposes fitness costs on the females (Muller et al., 2009b; Smuts y Smuts, 1993). These may come in two currencies, survival costs and reproductive costs. Some studies indicate that victim females can sometimes be injured or even killed by males in this context (Muller et al., 2009b); in other words, that male coercion may jeopardize the victim female's survival. Also, infanticide, as the extreme expression of male coercion, does impose a tremendously

severe cost on a female's breeding performance (van Schaik, 2000). However, so far nobody has investigated if male coercive guarding may impose reproductive costs on females other than those caused by infanticide.

Male takeovers, broadly defined as events in which one male appropriates one or more already mated, breeding females, are known to be one of the most common reproductive tactics whereby young males start their reproductive careers and adult males at its prime further increase mate number (i.e., polygyny level) and eventually mating success (Clarke et al., 2009; Setchell, 2008). Although male takeovers are a widespread reproductive strategy to gain sexual access to fertile females (e.g. Clarke et al., 2009; Setchell, 2008), in the particular case of the hamadryas baboon (Abegglen, 1984; Polo y Colmenares, 2012; Swedell, 2006; Swedell y Schreier, 2009), and other harem-forming species (e.g. gelada baboon: Dunbar, 1984; gorilla: Harcourt y Stewart, 2007), male takeovers are events in which researchers can potentially witness the whole set of processes that drive sexual selection, that is, male competition, female choice, sexual conflict (and sexual coercion) and female competition. Moreover, in the hamadryas these events are associated with a significant increase of the male's herding behaviour towards the newly acquired female (Polo y Colmenares, 2012; Swedell y Schreier, 2009), which has led some workers to see these female transfers between breeding units as a coercive male reproductive strategy (i.e. sequestration) rather than as a female reproductive strategy (Muller et al., 2009b; Swedell y Schreier, 2009).

The goal of the present study is to determine whether male takeovers in the hamadryas baboon impose reproductive costs on the newly acquired females. These reproductive costs were assessed by measuring the length of the inter-birth interval (IBI), a key life-history variable (Kappeler et al., 2003), experienced by females that resumed sexual cycling after the postpartum amenorrhea period, under three conditions: when they stayed on in the same one-male unit (or OMU) without any demographic changes, when they stayed on in an OMU that received one (or more) new female(s) during a male takeover, and when they were taken over by a new male and forcibly transferred into the latter's OMU. Under the sexual coercion hypothesis, the length of the IBI was expected to be longer when females were transferred than when they remained with the same male. More specifically, we predicted that newly acquired females would take a greater number

of cycles to conceive in response to a male takeover than if they would mate with their former male.

2. MATERIAL AND METHODS

(a) *Baboon colony and study sample*

The study was carried out on a large colony of hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) housed at the Madrid Zoo. The colony was established in 1972 and was studied uninterruptedly until 2001. Throughout the 30-year period, long-term data were collected three or four days weekly on the females' reproductive life history, the membership of one-male/multi-female reproductive units (OMUs), the observed copulations, and the males' social and reproductive trajectories. All colony individuals (up to 340 over the years) were recognized individually. The Madrid colony of baboons can be considered as consisting of two bands: band I, from June 1972 to April 1985, and band II, from April 1985 to August 2001, based on the major manipulation that occurred in 1985, when all resident adult males were removed and three novel adult males were introduced (Colmenares y Gomendio, 1988). Both bands reproduced the multilevel social system that has been described for this species in the natural habitat [Madrid, band I (Colmenares, 1992), Madrid, band II (Colmenares et al., 2006); Ethiopia, Erer-Gota (Kummer, 1968), Ethiopia, Filoha (Schreier y Swedell, 2009)]. The baboon enclosure and the colony management have been described in detail elsewhere (e.g. Colmenares y Gomendio, 1988). The present study uses data from Band II only.

(b) *Measuring reproductive success*

A way to estimate a female's reproductive success is to measure the average time it takes for her to produce two consecutive offspring. This period is referred to as the length of the inter-birth interval (IBI), which is made of three components: the length of gestation, the length of the amenorrhea postpartum period and the time to conception. In this study we use the time to conception and the length of the females' IBIs as measures of their breeding performance. In this species, follicular activity is associated with changes in the swelling and brightness of the red/pink colour of the skin covering the perineum, genitalia and adjacent areas (for a review, see Dixon, 2012). During pregnancy and postpartum lactation, females lack sexual swellings, and when they finish a reproductive cycle in which they have conceived, their sexual skin does not swell again.

We use these criteria to estimate conception date [i.e. 2 days before onset of detumescence (Shaikh et al., 1982)], resumption of ovarian activity following the postpartum amenorrhea period, and follicular activity generally.

(c) Data analysis

The length of a female's IBI can be influenced by a number of factors. Thus, for each IBI record, we computed the female's age, the unit's size (i.e. the OMU's socionomic sex ratio), whether or not the offspring survived to weaning age (estimated to be 200 days on average, unpublished data), and whether she changed OMU due to a male takeover. Females were classified into one of three possible demography-related status categories. *Abducted females* were those who changed OMU; *involved females* were those who belonged to OMUs that were enlarged by the entry of one or several abducted females via male takeovers; and, finally, *uninvolved females* were those who belonged to OMUs that did not experience a takeover and, therefore, whose demographic status remained unchanged during the female's IBI. This categorization allowed modelling the impact of a male takeover on the abducted females' IBI while controlling for the effects of other factors that may operate as a consequence of the takeover and may affect all of the females in the unit that receives the newly acquired female (e.g. female competition or male-to-female redirected aggression). IBIs of females attached to OMUs that lost one or more females due to male takeovers were not considered in this study because adding a fourth female category had the undesirable effect of increasing the complexity of the model and the category was irrelevant to the aims of this study anyway. Of the 156 IBIs recorded between 1985 and 2001 (i.e., 15 years and 8 months), 35 did not fit into the categories defined above. The final sample available for the analysis consisted of 121 IBIs from 45 adult females, representing 208.1 female-years.

Due to the hierarchical structure of the data – a variable number of repeated IBI records per female – we applied two-level hierarchical linear models (Hernández-Lloreda et al., 2003; Snijders y Bosker, 2003). This method allowed us to include all the observations from each female while controlling for the lack of independence of observations within individuals. Length of IBIs and time to conception were level-1 units, and females were level-2 units. Female status (or FS, i.e. abducted, involved or uninvolved) and infant survival (or IS, i.e. whether it did or did not survive to weaning age) were entered as level-1 factors and female age (or FA) and unit size (or US) were

entered as level-1 covariates. We followed a step-up strategy in order to choose the simplest model that provides the best fit to the observed data (West et al., 2007). The two-way interactions between the predictor variables were considered when selecting the best fitted model. We compared the fit of nested models with likelihood-ratio tests and we used the Akaike information criterion (AIC) to compare non-nested models (West et al., 2007). We specified full maximum likelihood estimation (ML) and Type III variance. Bonferroni method was employed whenever we performed post-hoc comparisons between categories. The Pseudo R^2 index was used to estimate the percentage of variance explained by the final model (Zar, 1999). We checked for normality of the residuals and for homogeneity of variance in level-1. These assumptions were met when the data were logarithmically transformed. The global significance level was set up at $\alpha = 0.05$. Models were adjusted with HLM v6.08 and post hoc comparisons were performed with IBM SPSS 19 software.

3. RESULTS

(a) *Inter-birth interval*

Table 1 shows the final model fitted to the data on the length of IBIs. There was a statistically significant effect of IS ($F_{(1,120.2)} = 49.633$, $p < 0.001$; fig.1a), and FS ($F_{(2,114.4)} = 8.903$, $p < 0.001$; fig.1b) on IBI. With respect to the random effects, we found a non-significant slope residual variance for IS, FS and for level-2 intercept; therefore, these were constrained to zero. The level-1 residual variance was statistically significant, however ($\sigma^2 = 0.0778$, Wald $Z = 6.232$, $p < 0.001$). The fitted model accounts for 46.6% of the intra-IBI level-1 variance.

According to the model's estimations, the IBIs were 5.96 months longer on average when females succeeded in weaning their infants (mean \pm SE difference = 0.416 ± 0.055 , $df = 119.181$, $p < 0.001$). And, more relevant, regardless of the infant survival, the IBIs of abducted females were 3.57 months longer than were the IBIs of involved females (0.239 ± 0.088 , $df = 116.2$, $p = 0.023$) and 3.75 months longer than were IBIs of uninvolved females (0.253 ± 0.059 , $df = 108.3$, $p < 0.001$). In contrast, the length of IBIs of involved females did not differ from those of uninvolved ones (0.014 ± 0.083 , $df = 112.5$, NS).

Table 1. Inter-birth interval model. Estimates of fixed effects and covariance parameters.

Parameter	Estimate	Std. Error	df	t	Wald Z	p
<i>Fixed effect</i>						
Intercept	6.430	0.056	102.8	115.6		<0.001
IS=0	-0.416	0.055	119.2	-7.496		<0.001
FS=0	-0.253	0.059	108.3	-4.267		<0.001
FS =1	-0.239	0.088	116.2	-2.715		0.008
<i>Covariance parameters</i>						
Residual	0.078	0.012			6.232	<0.001

IS: [0 = the infant did not survive up to the weaning age, 1 = the infant did survive up to the weaning age]

FS: [0 = uninvolved females, 1 = involved females, 2 = abducted females]

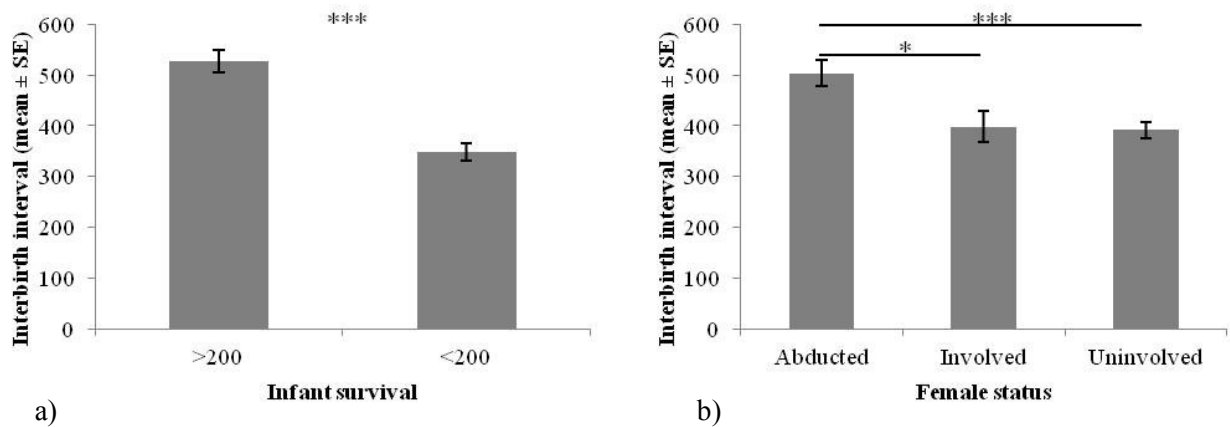


Fig. 1: Mean \pm standard error (SE) of the length of the inter-birth interval of females (a) as a function of whether or not infants survived to weaning age (i.e. >200 vs <200 days) and (b) for abducted, involved and uninvolved females. Values of the dependent variable are represented in days although means and standard errors were calculated from the transformed variable ($\ln[\text{days}]$). * $P < 0.05$, *** $P < 0.001$ (see Table 1 and text).

When IS and FS were adjusted independently (reduced models) we found that IS explained 39.5% of the intra-IBI level-1 variance, whereas FS accounted for 12.3% of that variance.

(b) Time to conception

Table 2 shows the final model fitted to the data on time to conception. FS and FA were found to have a significant effect on time to conception ($F_{(2,115.3)} = 11.072$, $p < 0.001$; and $F_{(1,84.0)} = 6.773$, $p = 0.011$, respectively). With regards to the random effects, we found a non-significant slope residual variance for FS, FA and level-2 intercept; therefore, these were constrained to zero. The level-1 residual variance was statistically significant ($\sigma^2 = 0.8485$, Wald $Z = 6.501$, $p < 0.001$). The fitted model explained 23.9% of the intra-individual variance of time to conception level-1 variance. According to the model's estimations, abducted females took an extra 2.81 months to conceive compared to involved females (mean \pm SE difference = -0.710 ± 0.284 , $df = 118.4$, $p = 0.041$, fig.2) and 3.27 months longer than uninvolved females (-0.896 ± 0.192 , $df = 113.9$, $p < 0.001$), when these differences were evaluated at the mean female age. Differences between involved and uninvolved females were not statistically significant (0.186 ± 0.266 , $df = 115.9$, NS). Also, time to conception was longer with increasing FA ($\gamma = 1.5 \times 10^{-4}$, $df = 84.0$, $p = 0.011$).

When FS and FA were adjusted independently (reduced models) we found that FS explained 14.1% of the intra-IBI level-1 variance, whereas FA accounted for 7.4% of that variance.

Table 2. Time to conception model. Estimates of fixed effects and covariance parameters.

Parameter	Estimate	Std. Error	df	t	Wald Z	p
Fixed effect						
Intercept	4.602	0.249	105.3	18.458		<0.001
[Status=0]	-0.896	0.192	113.9	-4.673		<0.001
[Status=1]	-0.710	0.284	118.4	-2.502		0.014
Female age	1.5×10^{-4}	5.8×10^{-5}	84.0	2.602		0.011
Covariance parameters						
Residual	0.848	0.131			6.501	<0.001

Status: [0 = uninvolved females, 1 = involved females, 2 = abducted females]

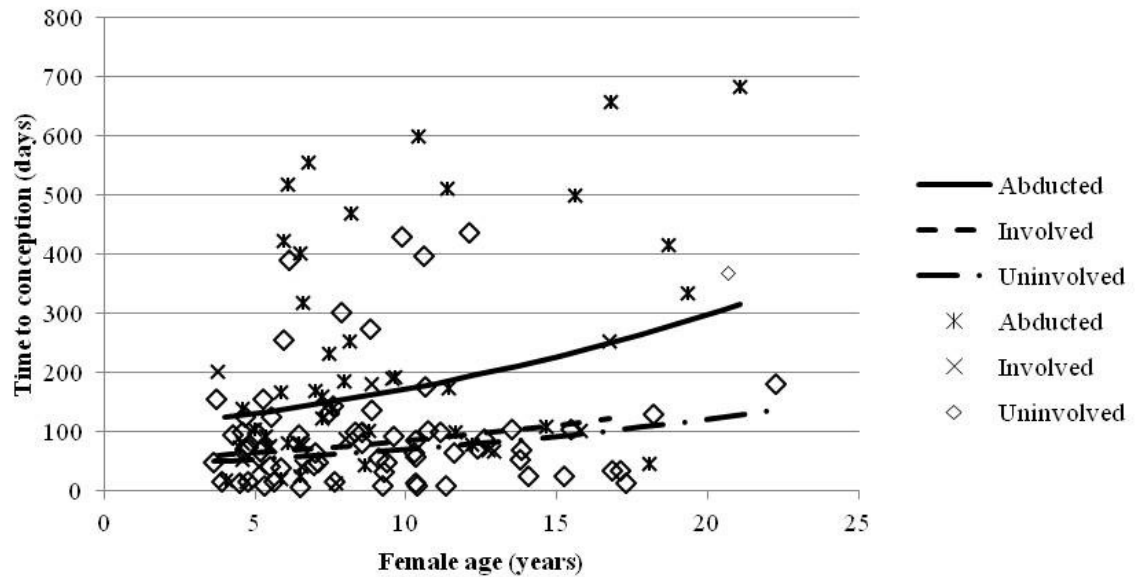


Fig. 2: Relationship between time to conception and female age for each category of female status (i.e. abducted, involved and uninvolved). Each data point depicts an observed value of time to conception for an individual female according to her demographic status. Abducted, involved and uninvolved females are depicted by asterisks, crosses and squares respectively. Lines represent expected values along the observed range for each category of female status. Abducted, involved and uninvolved females are represented by the full line, the discontinuous line and the discontinuous and dotted line respectively. Values of the dependent variable were represented in days, although linear adjustment was calculated from the log-transformed variable. There were differences between the slopes of abducted and uninvolved females and between the slopes of abducted and involved females (see Table 2 and text).

4. DISCUSSION

Male herding is a conspicuous signature of the hamadryas male's behaviour directed at females (Kummer, 1995), described as early as 1932 (Zuckerman, 1932). It is known that in the hamadryas male herding is more frequent when the target female is in the follicular phase of her menstrual cycle (Anaya-Huertas y Colmenares, 2002; Swedell y Schreier, 2009). It is also known that herding increases a male's chances of successfully

monopolizing sexual access to females (e.g. Polo y Colmenares, 2012; Swedell y Schreier, 2009) and therefore, by preventing them from mating promiscuously, it suppresses their options to play a confusion paternity strategy. More recently, herding behaviour has been identified as a possible coercive strategy used by males during takeovers to condition females to remain spatially close to them and away from their former leader (Polo y Colmenares, 2012; Swedell y Schreier, 2009). Lastly, it has also been established that females may be physically harmed as a consequence of this form of coercive mate guarding by males (Abegglen, 1984; Kummer, 1995). However, so far nobody had tested the prediction that if male herding during male takeovers functions as aggressive coercion, these should then be reproductively costly to females.

In this paper, we have tested this prediction by analysing the effect of male takeovers and associated aggressive herding by hamadryas males on the victim female's length of the inter-birth interval. The results of our analyses confirm previous findings concerning the impact of raising infants to weaning age on the mother's length of the IBI (Altmann et al., 1978; Smuts y Nicolson, 1989), and lend further support to the view that male infanticide is clearly reproductively advantageous to males as it eliminates the barrier that delays the mothers' resumption of ovarian activity (van Schaik, 2000). More importantly, our findings reveal, for the first time, that male takeovers are reproductively costly to females, because these take a greater number of cycles to conceive and therefore lengthen their IBIs significantly. These results raise at least two critical issues of great theoretical interest. Firstly, what goes on around male takeovers that make females conceive later and therefore lengthen their inter-birth intervals? Secondly, and related to the latter, can male herding during takeovers be seen as sexual coercion?

Male takeovers are generally stressful and potentially violent events because male challengers have to fight off the female's current male partner, have to control the newly acquired female's movements via aggressive mate guarding, which impacts time budgets, and may attack and kill the females' dependent offspring (van Schaik, 2000). In addition, male takeovers and the transfer of new females into an established OMU may increase female scramble or contest competition within the OMU for access to food resources and to the limited but valuable fitness-enhancing services provided by the unit male (Colmenares et al., 2006; Polo y Colmenares, 2012). Therefore, male-male competition, intersexual conflict, and female-female competition are all sources potentially contributing to the observed reproductive cost incurred by abducted females during male

takeovers. Our results indicate that unit size, a proxy used to assess female competition, is neither a significant predictor of the length of the IBI, nor of the time the abducted females take to conceive again. As a matter of fact, our results show that only the abducted females' reproductive performance is negatively affected by male takeovers; resident females' breeding performance is unaffected. It thus seems that the reproductive cost experienced by abducted females is most likely associated with the male's herding behaviour, which is exacerbated during male takeovers (Polo y Colmenares, 2012; Swedell y Schreier, 2009). However, herding behaviour in this context may reflect a genuine conflict of interest among the aggressor male and the to-be-abducted victim female (sexual conflict hypothesis) or may be a by-product of male-male aggression (male competition hypothesis) which is redirected towards the female. In fact, both processes may well be operating at the same time (e.g. Kitchen et al., 2009).

The main findings in support of the sexual coercion hypothesis are that only males that acquired females during the takeover event increased their herding rates; that these males' aggressive herding targeted the abducted females only (Polo y Colmenares, 2012; Swedell y Schreier, 2009); and that male takeovers were harmful only to the abducted females' immediate reproductive prospects. That is just what one would expect if herding during male takeovers were used to condition and coerce the female into following and becoming attached to the aggressor male (Swedell y Schreier, 2009). However, male takeovers typically involve a sequence of male-to-male aggression followed by male-to-female intense herding (Swedell y Schreier, 2009). Therefore, herding in this context appears to be originally driven by male-male competition which eventually, but collaterally, might turn into redirected aggression towards the contested female. In any case, as already noted, the selectivity of the target of the male's aggressive herding and the negative effects on the abducted female's reproduction suggest that this functions as sexual coercion.

The few studies that have been conducted so far to test the sexual coercion hypothesis in primates have mainly addressed the issue of whether male aggression actually suppresses female mate choice (Muller et al., 2011; Stumpf y Boesch, 2010). In this regard, the scenario created by male takeovers and aggressive herding of females in hamadryas baboons is interesting for several reasons. First, male challengers tend to be physically more powerful than the contested females' current owners. Therefore,

successful male takeovers might give females an opportunity to access a new mating partner with good genes and probably better able than its predecessor to provide fitness-enhancing services, especially protection against conspecific aggression and perhaps privileged access to food resources controlled by these males and related to the latter's RHP status. In a sense, this could be seen as a form of indirect female choice (Wiley y Poston, 1996). Second, although the abducted females' mate choice is suppressed and their reproductive performance experiences an immediate setback, we do not know the long-term effects of male takeovers. Specifically, it would be important to determine if the short-term negative fitness consequences of male takeovers are cancelled out in the long run because the new males make a better contribution to the females' long-term fitness.

In summary, this study is the first to show that, at least in hamadryas baboons, male takeovers are reproductively costly to the abducted females. Our data also suggest that the costs experienced by abducted females are most probably caused by the male's aggressive herding. Thus, we consider that male takeovers and female transfers in this species represent a male reproductive strategy based on sexual coercion (Muller et al., 2009b; Smuts y Smuts, 1993; Stumpf et al., 2011). However, although male herding behaviour in hamadryas baboons is known to limit the movement of females and the expression of their mate preferences, to our knowledge no study has addressed the possibility that the immediate reproductive cost incurred by abducted females as a consequence of a male takeover are cancelled out in the long-term, as new males are better prepared than their deposed rivals to provide fitness-enhancing services to the abducted females.

Capítulo 4

Reproductive synchrony in hamadryas baboons: breeding seasonality and ovarian synchrony

In collaboration with Rafael Lahoz-Beltrá and Fernando Colmenares

1. INTRODUCTION

Some events in mammalian reproduction are cyclic (e.g. ovarian activity), may be organized in a seasonal pattern within populations (e.g. menarche), or may display both characteristics (e.g. births), allowing for its synchronization in a temporal pattern. Reproductive synchrony can be defined as the statistical association of the same reproductive states or events from two or more group members (Ims, 1990; Schank, 2001a). Different phenomena can be defined according to the demographic level in which synchronization occurs (population vs group level) and according to the synchrony pattern (seasonal vs non-seasonal). When reproductive events are synchronized at a population level and its patterning is seasonal, the process is known as breeding seasonality or simply as seasonality (Janson y Verdolin, 2005; Lindburg, 1987). Conversely, when reproductive events are differently synchronized between groups in the same population regardless of its pattern, the process is generally known as synchrony (Di Bitetti y Janson, 2000; Janson y Verdolin, 2005), although some confusion in the terminology can arise when reproductive events are differently synchronized between groups in the same population but display, nonetheless, a seasonal pattern. Anyway, a synchrony process that is commonly studied and clearly different from seasonality is ovarian synchrony. It implies that females will experience the fertile phase of their ovarian cycle roughly at the same time; although the process is differently coupled between groups of the same population and occurs on a non-seasonal basis (Matsumoto-Oda et al., 2007). For these reasons, distinguishing between these two phenomena is relevant because they are expressed at different demographic levels (i.e., the entire set of groups within a population vs each group within the population) and, consequently, patterns and selective pressures are likely to be different in each case (Janson y Verdolin, 2005).

Seasonality in climate is an important factor that may impact the behavioral ecology, reproduction, social life and life history of primates and other animals (Bronson, 2009; van Schaik y Brockman, 2005; Zerbe et al., 2012). The impact of seasonal variation in climate is mainly indirect as it affects plant's phenology and, as a consequence, the distribution, quality and abundance of food resources (Hill y Dunbar, 2002; van Schaik y Brockman, 2005). In turn, the quality, quantity and distribution of food resources are key factors in the socioecology of primates (Sterck et al., 1997) and its variation throughout

the year may impact foraging strategies, time budgets, reproductive events, mortality rates and social structure and organization (e.g. Alberts y Altmann, 2006; Barrett et al., 2006; Dunbar, 1988). With regards to reproduction, food availability and temperature determine energy balance, and variation in the energy balance is held to be the ultimate cause of breeding seasonality in all mammals (Bronson, 2009; Ims, 1990). Consequently, the onset of reproductive life (i.e. menarche or adrenarche) and the main reproductive events, conceptions, births and resumptions of the ovarian activity after postpartum amenorrhea due to lactation, may be unevenly distributed across the year reflecting variation in the allocation of reproductive effort as a function of seasonal variation in energy balance (Bronson, 2009; Ims, 1990; Janson y Verdolin, 2005). However, the strategies used to optimize the timing of reproductive events are diverse and they depend on the ecology and life history traits that characterize each species (Ims, 1990; Lindburg, 1987; van Schaik y van Noordwijk, 1985).

The concepts of income and capital breeding are often used to describe two main female reproductive strategies in relation to resource acquisition and its allocation to breeding. Initially, the concepts were referred to tactical decisions that influence laying and clutch-size in birds (Drent y Daan, 1980). According to this, the decision to lay another egg is contingent upon the stored reserves of nutrients in capital breeders, whereas it is contingent upon the current rate of nutrient acquisition in income breeders. Lately, the concepts of income and capital breeding were expanded to decisions concerning the whole reproductive period not only in birds but also in other taxa and the emphasis shifted from nutrients to energy as the key resource that females store in reproduction (Stearns, 1992). Capital breeders need to attain a certain threshold of energy, which is manifested in enhanced female body condition, before the onset of reproduction and, as a consequence, they breed after peaks in food abundance. On the other hand, income breeders rely on energy that they acquire in the current moment to breed and then, they match their reproductive activity with peaks in food abundance (Stearns, 1992). In seasonal and predictable environments, the income breeding strategy is the best option since it avoids energetic and demographic costs derived from the storage of resources, however, the capital breeding strategy becomes more advantageous in unpredictable environments since relaying on current energy intake to sustain reproduction is more risky than to onset it only when enough energy was acquired in this sort of environments (Jönsson, 1997). This framework has been applied with relative success in explaining

seasonal breeding strategies in vertebrates (reviewed in Stephens et al., 2009). However, its explanatory power is limited in large mammals with reproductive cycles that exceed annual fluctuations in food abundance and with large gestation lengths because it is difficult to determine what constitutes the reproductive period and, consequently, to determine what reproductive event; conception, birth or weaning, is timed with the peak in food abundance (Brockman y van Schaik, 2005a; Lewis y Kappeler, 2005a; Stephens et al., 2009).

Seasonality in breeding is widespread and well-documented in primates, showing a great variability of seasonal patterns that range from species that restrict their reproductive events to several months around the year to species that are all-year round breeders; even though they still may exhibit an uneven distribution of reproductive events (reviewed in: Brockman y van Schaik, 2005b; Campbell, 2007; Ims, 1990; Lancaster y Lee, 1965; Lindburg, 1987; Zieler et al., 2009). Brockman and van Schaik (2005a) adapted the framework of income and capital breeding in an attempt to explain the variation in the strategies displayed by primates in timing their reproductive events with the seasonal fluctuations in the energy balance. They proposed a heuristic model, the *income-capital continuum* model, that links patterns of breeding seasonality (restricted births vs round year births) to the predictability of environmental seasonal changes (predictable vs unpredictable), the type of cues used to onset reproduction (external vs internal), and the component of the annual cycle that is being emphasized (lactation vs conception). According to this framework, primates living in seasonal and predictable environments should optimize their reproduction by timing the most costly part of their breeding, either in energetic terms (usually midlactation) or in infant mortality terms (usually weaning), with peaks in food availability (Di Bitetti y Janson, 2000). In doing so, females must conceive in anticipation to food peaks and it is thought that photoperiodic signals are the proximal cue used to time reproductive events accordingly (Brockman y van Schaik, 2005a; Di Bitetti y Janson, 2000; Lindburg, 1987; Rasmussen, 1985). On the other hand, primates living in unpredictable or non-seasonal environments should optimize their reproduction by acquiring energy to sustain gestation and lactation in advance in order to face the unpredictability in the food intake during these reproductive stages; therefore, conceptions should occur during or immediately after peaks in food availability (Brockman y van Schaik, 2005a; Di Bitetti y Janson, 2000). Female body condition would be the proximal mechanism used to trigger reproduction in this group of

primates (Emery Thompson, 2013; Janson y Verdolin, 2005; Richard et al., 2000; Silk y Strum, 2010; Beehner et al., 2006). In addition, the first group of individuals (income breeders) restricts its reproductive activity to the most favourable season avoiding the costs of giving birth in the lean season, whereas the second group of individuals (capital breeders) usually breeds opportunistically throughout the year conceiving as soon as they reach a threshold in their body condition (Brockman y van Schaik, 2005a). These two types of breeders are the extreme points in a continuum that includes species that despite their females timing lactation with the food peaks, they are sensitive to body condition and extend their birth seasons in favourable years (relaxed income breeders) (Brockman y van Schaik, 2005a). The model proposed by Brockman and van Schaik (2005a) clarifies the component of the reproductive cycle that is being timed with the fluctuations in food resources and has been found to be a useful framework to study seasonal reproductive patterns in large body mammals such as primates (e.g. Carnegie et al., 2011; Emery Thompson, 2013; Erb et al., 2012; Janson y Verdolin, 2005; Lewis y Kappeler, 2005b; Tecot, 2010).

Although food abundance is commonly associated with a positive energy balance, climatic variables may have a direct impact on reproduction by influencing thermoregulation and compromising the energy required for ovulatory cycles (Anderson et al., 2006), and/or affecting spermatogenesis in males (Bedford, 1991). It has been demonstrated that cold temperatures have a negative impact upon physiology in several vertebrate taxa, including primates and humans (Beehner y McCann, 2008; Elizondo, 1977; Weingrill et al., 2004; Wittert et al., 1992) and that high temperatures produce a loss of water that may represent an indirect but significant physiological cost (Brain y Mitchell, 1999; Pruett, 2007; Stelzner, 1988); in fact, they may constrain time budgets and limit the animal's behavioural options (Hill, 2005) and if temperatures are extreme they affect spermatogenesis in males (Bedford, 1991). However, it is difficult to discriminate between the direct and indirect effects of climatic variables as the conditions that positively (or negatively) affect reproduction often have similar effects on plant phenology (e.g. Hill y Dunbar, 2002). Contexts in which food abundance does not vary throughout the year but climatic variables do vary represent good opportunities to investigate the direct effects of climatic variables.

At a proximate level, as we have already mentioned, climatic variables are used by some primate species as cues to regulate reproduction. Photoperiod regulates the secretion

of melatonin via the retino-hypothalamic-pineal axis (RHP) and levels of melatonin modulate the function of the gonadotropin regulatory mechanism (Bronson, 1995). Evidence of photoperiod responsiveness in primates was mainly found in species with a marked seasonal reproduction (income breeders and relaxed income breeders) (Di Bitetti y Janson, 2000; Lindburg, 1987; Rasmussen, 1985; Van Horn, 1975; Wehr, 2001). In nonseasonally breeding mammals, a decoupled of melatonin secretion and gonadotropin regulatory mechanism was postulated (Bronson, 1995; Prendergast et al., 2002). Consequently, primate species characterized as capital breeders would be non-responsive to photoperiod. However, some evidence, although controversial, points towards an effect of this factor in the conception patterns of some capital breeders (Bronson, 2004; Foster y Roenneberg, 2008; Wehr, 2001). In addition, increased rainfall often precedes or coincides with conception peaks in capital breeders (Beehner et al., 2006; Bercovitch y Harding, 1993; Cheney et al., 2004; Lycett et al., 1999). Since rainfall and plant productivity are often associated (Deshmukh, 1984; Knapp y Smith, 2001), the relation between conceptions and rainfall is thought to be mediated by enhanced female body condition (Beehner et al., 2006; Bercovitch y Harding, 1993; Cheney et al., 2004; Lycett et al., 1999). Nevertheless, the association between rainfall and plant productivity, at the same time, makes it possible to use rainfall as a proximal cue to anticipate imminent increases in food availability in unpredictable environments. However, clear evidence of this role is lacking probably due to the problems to tease apart direct and indirect effects of rainfall and climatic variables in general.

Baboons (*Papio* spp.) are an archetypical capital breeder species. First, females cycle throughout the year and conceptions and births are not restricted to a discrete period of the year, although, they may show a seasonal trend since conception and birth peaks have been documented in both wild and captive populations (e.g. Brockman y van Schaik, 2005a; De Vore y Hall, 1965; Swedell, 2011; and references below). This seasonality in breeding has been found to be related to seasonal variation in food abundance, which would affect female body condition and the probability of conception (Altmann, 1980; Beehner et al., 2006; Bentley-Condit y Smith, 1997; Bercovitch y Harding, 1993; Cheney et al., 2004; Janson y Verdolin, 2005; Kummer, 1968; Lycett et al., 1999; Rhine et al., 1988; Zuckerman, 1952). In fact, in populations where conception and birth peaks have not been reported (Barrett et al., 2006; Bercovitch y Harding, 1993; Swedell, 2006), environments with subtle seasonal changes and the dietary diversity of baboons have been

invoked to explain this lack of breeding seasonality (Bercovitch y Harding, 1993; Weingrill et al., 2004). Together, this evidence suggests that female condition is the main factor that triggers the onset of reproduction in baboons and the existence of conception peaks will be the consequence of seasonal variation in food abundance. In turn, the existence of birth peaks will be the consequence of conception peaks and low variability in the intraspecific gestation length (e.g. Altmann et al., 1977). Therefore, conception peaks linked with increases in food abundance will determine birth peaks nearly six months later. Conversely, postpartum amenorrhea and ovarian cycling periods are more variable components of the inter-birth interval and its duration are determined by a number of social and demographic factors such as infant survival, female age, female competence and male takeovers among others (Colmenares y Gomendio, 1988; Dunbar y Sharman, 1983; Fedigan et al., 2008; Smuts y Nicolson, 1989; Zinner et al., 1994 and Chapter 3 in this study). Menarche and the resumption of ovarian activity are important milestones in female reproduction because they may determine the length of the female reproductive life and, along with the probability of conception, the length of the inter-birth intervals. However, a few studies have reported and discussed its seasonality in baboons (Alberts et al., 2005; Bentley-Condit y Smith, 1997) and straightforward predictions about its seasonal distribution are not easily derived from the *income-capital continuum* model. One of the factors that have been suggested to explain the seasonal distribution of menarche in humans and chimpanzees is fluctuation in food availability throughout the year (Anderson et al., 2006; Rah et al., 2009; Tavares et al., 2004). The onset of the reproductive life apparently matches peaks of food abundance in Amboseli population (Alberts et al., 2005), thus suggesting that female body condition may affect menarche in baboons in much the same way as reported for humans and chimpanzees. Resumption of ovarian activity could be determined partially by body condition (Bercovitch, 1987), although other factors such as infant survival, availability of weaning foods and changes in the group composition have been reported to determine the duration of the postpartum amenorrhea period and then the resumption of ovarian activity (Colmenares y Gomendio, 1988; Lycett et al., 1999; Polo et al., submitted).

The distribution of receptive females in time and space largely determines the intensity of intrasexual competition, both between males and between females, the intensity of intersexual conflict and the opportunity for mate choice (Emlen y Oring, 1977; Ims, 1990; Kvarnemo y Ahnesjo, 1996; Nunn, 1999b). Ovarian synchrony refers to

the time-matching of females' fertile phases in a group and is not necessarily linked to the degree of breeding seasonality as both processes occur at different levels in the social organization and at different time scales (e.g. Gogarten y Koenig, 2012; Pereira, 1991; Setchell et al., 2011). According to compromise models, a set of models from the reproductive skew theory that includes limited control models (Cant, 1998; Reeve et al., 1998) and the priority-of-access model (Altmann, 1962), male reproductive skew is predicted to be negatively related to the number of males and the degree of ovarian synchronization (Cowlshaw y Dunbar, 1991; Ostner et al., 2008; Ridley, 1986). Synchrony in ovarian cycles reduces the operational sex ratio (OSR) as all the females in the social group become fertile at the same time and this circumstance reduces the monopolization potential of a dominant male allowing for alternative mate choices or anti-infanticidal strategies based on paternity confusion by females (Bissonnette et al., 2011; Boesch et al., 2006; Nunn, 1999b; Ostner et al., 2008). Furthermore, it may enforce monogamy in males when parental investment increases the probability of offspring survival (Ims, 1990). For the above reasons, one of the main evolutionary explanations for the occurrence of ovarian synchrony is that it may counteract the effects of male control and coercion (Nunn, 1999b; Ridley, 1986; van Schaik et al., 1999). However, in some circumstances this lower OSR may lead to increased inter-female competition for access to males that would limit female mate choice, the option of paternity confusion through mating with multiple males and the probability of conception (Dunbar y Sharman, 1983; Kvarnemo y Ahnesjö, 1996; Pereira, 1991; Schank, 2004; Zinner et al., 1994). In these circumstances, females would be better off if they show asynchrony in their reproductive cycles (Zinner et al., 1994). In both cases, females should adjust the degree of overlap between their ovarian cycles to synchronize or desynchronize them according to levels of female competition and intersexual conflict. Alternatively, other researchers have claimed that ovarian synchrony lacks any adaptive function in mammals. On the one hand, McClintock (1998) postulated that synchrony may be a by-product of inter-female pheromone modulation of ovulation that has been selected for in other contexts. On the other, states of synchrony and asynchrony are held to appear as a consequence of a population process acting on ovarian cycles of variable lengths between and within females (Clarke et al., 2012).

Evidence of synchrony of ovarian cycles in mammals was found in humans (McClintock, 1971; Weller y Weller, 1997), Norway rats (McClintock, 1978), golden

hamsters (Handelmann et al., 1980), chimpanzees (Wallis, 1985), golden lion tamarins (French y Stribley, 1987; Stern y McClintock, 1998), hamadryas baboons (Kummer, 1968; Schwibbe et al., 1992) and grey lemur mouse (Eberle y Kappeler, 2004), but in all of these studies, except the last one, ovarian synchrony has been questioned on methodological grounds for employing unsuitable statistics that biased the results toward the detection of synchrony patterns (Arden y Dye, 1998; Schank, 2001a; Strassmann, 1997, 1999; Wilson, 1992). The problem stems from the fact that rhythms in animals show variability within and between cycles precluding a true synchronization, from a mathematical definition, of two or more rhythms, though, they can be statistically associated over time in a process called *quasi-synchrony* (Schank, 2001a). However, valid statistics for the assessment of true synchrony is unsuitable when what is being assessed is *quasi-synchrony* as it is the case in all studies of ovarian synchrony including this one. Subsequent studies that used randomized procedures to control for this problem failed to find synchrony in golden lion tamarins (Monfort et al., 1996), humans (Yang y Schank, 2006), Norway rats (Schank, 2001c) and hamadryas baboons (Tobler et al., 2010). Moreover, patterns opposed to those reported (i.e. asynchrony) were found in chimpanzees (Matsumoto-Oda et al., 2007) and golden hamsters (Gattermann et al., 2002). In sum, empirical evidence of synchrony (or asynchrony) among female ovarian cycles is scarce and mixed. The apparent rarity of these phenomena could be due to its non-adaptive nature or it could be the consequence of the trade-off between benefits and costs of ovarian synchronization (or desynchronization) that would limit its expression to some contexts.

The social system of one of the subspecies of baboons, the hamadryas (*Papio hamadryas hamadryas*), combines the two features that are involved in the trade-off between male coercion and interfemale competition, so it provides a good model to investigate the mentioned trade-off. Hamadryas live in a multilevel society in which the one male unit (OMU) is the basic reproductive and social unit (Colmenares, 2004; Kummer, 1968; Swedell, 2006). Males usually use their superior physical strength to control female movements, being paternity highly concentrated in the unit leader whereas the female preferences are thought to be constrained (Kummer, 1968; Swedell y Saunders, 2006; but see Smith et al., 1999). In addition, levels of male control and coercion via aggressive herding are higher in small OMUs (Colmenares et al., 2002; Kummer et al., 1985; Polo y Colmenares, 2012). In large units, some females may have a

reduced likelihood of conception due to the male's limited budget of time and sperm, and to female competition (Nitsch et al., 2011; Zinner et al., 1994). Consequently, the balance of the trade-off between the benefits and costs of ovarian synchronization appears to be linked to the demographic context (i.e. unit size).

The aim of this study is two-fold. On the one hand, we investigated the patterns of breeding seasonality, including dates of menarche and dates of resumption of ovarian activity after postpartum amenorrhea due to lactation whose patterns are less known, in a captive colony of hamadryas baboons. Captive groups of primates and other mammals located in zoos are provided with a fairly stable amount of food throughout the year that guarantees a more than adequate energy intake. Thus, these populations have been shown to exhibit increased rates of reproduction and survival (e.g. Dunbar, 1990; Tutin, 1994; Zerbe et al., 2012). Accordingly, it would be unlikely that females' fertility in our study colony were constrained by energy intake. This context of stable availability of food allows us to study the direct effects of climatic variables in a capital breeder species. First, the colony is located in a temperate zone with seasonal changes in climatic factors. Low temperatures during winter may divert energy from reproduction to thermoregulatory activities and processes (Beehner y McCann, 2008; Elizondo, 1977; Weingrill et al., 2004; Wittert et al., 1992) and high temperatures during summer may compromise spermatogenesis (Bedford, 1991) and they may be associated with costs derived from the loss of body water due to thermoregulatory needs (Brain y Mitchell, 1999; Pruetz, 2007; Stelzner, 1988). Therefore, if these costs compromise reproduction, we expect a positive correlation between monthly mean daily minimum temperature and conceptions and a negative correlation between monthly mean daily maximum temperature and conceptions (*thermoregulatory hypothesis*). And second, the income-capital continuum model state that body condition is the most important trigger of reproduction in capital breeders (Brockman y van Schaik, 2005a), however, to our knowledge, nobody has tested an independent effect of photoperiod and/or rainfall. In this study, we investigated the influence of photoperiodic and rainfall cues independently of food resources in the reproduction of a baboon colony located in a temperate zone (*mixed cuing hypothesis*).

On the other hand, we investigated the patterns of ovarian synchrony among the females belonging to the same OMU in the baboon colony. The use of statistical

procedures as described in previous studies that assessed synchrony (e.g. Matsumoto-Oda et al., 2007; Setchell et al., 2011; Tobler et al., 2010; Weissenböck et al., 2009) is only possible when the reproductive states of females are recorded daily. This limits the number of databases and the length of the study periods available to such analyses and it may explain the scarcity of that kind of studies. In the present study, we propose a new approach to detect ovarian synchrony in females whose reproductive states were recorded systematically but not daily during the month. We then use this method to explore the patterns of synchrony among females belonging to units of different size. First, if ovarian synchronization is an adaptive strategy, then, hamadryas baboons face a trade-off between the benefits and costs of female ovarian synchronization that varies according to unit size (*female reproductive strategy hypothesis*). Thus, females should avoid synchronizing its cycles (i.e. they should show asynchronous cycles) whenever interfemale competition is more costly than male coercion for female fitness. Conversely, females should synchronize its cycles whenever the cost associated with male coercion is more important than that associated with interfemale competition. Consequently, females should avoid overlapping cycles in order to increase the OSR and decrease the competition in larger OMUs, and they should synchronize cycles in smaller OMUs in order to decrease the intensity of male coercion. Second, if ovarian synchrony is a non-adaptive phenomenon, then, synchronization should occur regardless of the unit's size if it is a by-product of inter-female pheromone modulation of ovulation (McClintock, 1998), or states of synchrony and asynchrony should be detected regardless of unit size if they are the consequence of a population process (Clarke et al., 2012). Previous studies in hamadryas failed to find any significant breeding pattern, either synchronous or asynchronous (Tobler et al., 2010), or the patterns reported could have arisen by chance because the results were based on descriptive data or on unsuitable statistics (Kummer, 1968; Schwibbe et al., 1992). In this study, we investigated patterns of ovarian synchrony in a wider range of OMU sizes compared to the previous studies in order to explore the effect of that variable in the presence of synchrony or asynchrony patterns and, ultimately, to clarify the role of this process in female reproductive strategies and its adaptive function.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1 *Baboon colony and study sample*

The study was carried out on a colony of hamadryas baboons and hamadryas-like hybrids housed at the Madrid Zoo. The colony exhibit consisted of a large outdoor enclosure (36m long, 26m wide, and 7m deep) and an attached indoor area. The enclosure was terraced and contained several climbing structures that were modified across the long-term study and a water moat with several islands that in some periods remained filled but in others was dry. The animals were fed once daily and water was available *ad libitum*. Since its foundation in June 1972 and through 2001, the colony was the subject of a long-term study (Colmenares, 2004). Data on demographic processes and on the social and reproductive careers of individuals and one-male reproductive units were recorded throughout the whole period. Based on a major replacement of individuals (see Colmenares y Gomendio, 1988), the history of the colony was divided into two periods; *band I* that lasted from 1972 to April 1985 and *band II* spanned from May 1985 to 2001 (Colmenares 2004).

2.2 *Breeding seasonality*

We investigated seasonal patterns of conceptions, births, menarche and the resumptions of cycling after giving birth throughout the year. Data of these reproductive events were available during the 29.5 years that spanned the full long-term study. Conception dates were estimated by counting back from birth to the last likely ovulation day assessed from the female perineal state. Adult females exhibit perineal swelling during some part of their ovarian cycle and this signal is positively correlated with the probability of ovulation being the maximum likelihood two days before detumescence (Nunn, 1999a; Shaikh et al., 1982; Wildt et al., 1977). In addition, we investigated the seasonal pattern of infant mortality during lactation because clustering of infant deaths may result in clustering of conceptions, since females that loss their unweaned offspring in the same season would tend to resume ovarian activity simultaneously. It is also important to note that unweaned infant mortality is expected to mirror the distribution of births with some temporal delay. In this case, we analyzed the distribution of births of non-surviving infants (i.e. infants that died before weaning), in order to compare its distribution with that of the complete set of birth records. A total number of 407 births,

391 conceptions, 91 menarches, 368 resumptions of ovarian activity and 171 infant deaths were analyzed. The total number of births and conceptions differ because we excluded conceptions recorded in the last year of the study because they were biased toward the first half-year as they were estimated from birth dates.

In order to investigate the direct effects of climatic variables over breeding seasonality both by affecting thermoregulation and by acting as proximal cues, the following variables were considered: monthly mean daily minimum and maximum temperatures (C°), monthly mean daily insolation (hours) as a proxy of photoperiod, total monthly rainfall (mm) and monthly frequencies of reproductive events. Climatic data were obtained from records collected daily by the *Agencia Estatal de Metereología* from two stations, one placed at 4.35 km and the second at 6.50 km from the colony location. We calculated the mean values from these two stations.

We employed circular statistics (Batschelet, 1981) to investigate the distribution of each variable throughout the year. Among the parameters available in circular statistics, the mean vector (μ) and the length of the mean vector (r) were shown to be useful to describe the point around which the data is clustered and the wideness of that cluster respectively (Janson y Verdolin, 2005). In addition, the Rayleigh test checks for the uniformity of the data around a circular axis (Batschelet, 1981) and therefore, allowed us to identify seasonal distributions of the variables considered. However, this test only works when data are distributed around a single mode along the axis. Fortunately, bimodal distributions can be detected by doubling the angles of the observed data and then, examining the presence of clustering within each half-repeat of the axis (Batschelet, 1981). Data was analyzed considering all the study period, band I and band II periods and per year when it was possible. Chi-squared multisample test (Batschelet, 1981) was used in comparing the distributions of two different samples. And finally, Spearman's correlation coefficients were employed to test the predictions about the direct effects of climatic variables on reproduction.

We employed Oriana v3 software in order to perform the circular statistics tests and the IBM SPSS 19 software when performing the correlations. The global level of significance was set up at $\alpha = 0.05$.

2.3 Ovarian cycle synchrony

Detailed data on female reproductive state was available only during band II period, which represents 15.7 years in the long-term study. Females were classified as swollen, flat, lactating and pregnant. The flat phase of female ovarian cycle was considered from the first day of detumescence to the day prior to the first sign of turgidity in the sexual skin and, consequently, the swollen phase of female ovarian cycle was considered from the first day of turgidity to the day prior to the first sign of detumescence. Gestation periods were estimated with the same procedure used in the analysis of breeding seasonality. Although female reproductive states were recorded every 3 days, on average, we were unable to estimate accurately the complete swollen phases of females and, consequently, we were not able to employ randomized procedures to investigate patterns of synchrony (e.g. Matsumoto-Oda et al., 2007; Setchell et al., 2011; Tobler et al., 2010). Instead of this procedure, an alternative approach to analyse patterns of synchrony was developed. Females that synchronize their swollen phases will show the same reproductive state simultaneously, in other words, they will tend to be in their swollen phases or in their flat phases. Accordingly, we calculated the proportion of swollen females from the total number of cycling females in each OMU per sample day (the ‘swelling index’): $SI = \frac{x_{sf}}{n}$ being x_{sf} the number of swollen females and n the total number of cycling females. Following the reasoning of Matsumoto-Oda and colleagues (2007), the OMUs whose females cycle in synchrony will display values of the swelling index that alternate between high values and low values. Conversely, in OMUs whose females avoid overlapping its swollen phases, we would expect low and less variable index values. In contrast to the latter study, we did not record female reproductive states every day and therefore, we could not use the variance of the swollen index as a variable to test synchrony within OMUs (see Matsumoto-Oda et al., 2007). Instead, we proceeded in the following way. We divided the index in three categories; the upper rank including values from 0.75 to 1 (category ‘+’), the lower rank including values from 0 to 0.25 (category ‘-’) and the intermediate values (category ‘0’). The categories + and – would reflect the extreme values of the index and the category 0 reflects the more frequent values of the index (see below) and it was necessary in order to separate the extreme values that were needed to evaluate synchrony patterns. Then, we calculated the observed frequencies for each category of the swelling index in each OMU. However, the number

of possible values of the index and its associated likelihood depend on the number of cycling females (*'unit cycling size'*) and the latter varies between OMUs and within any given OMU during its tenure. For instance, an index value of 1 (all the females are in the swollen phase) will be more likely by chance in an OMU with two cycling females than in an OMU with eight cycling females. Moreover, in the first OMU the index can only take three values (0, 0.5, 1) and in the second, nine values are possible (0, 0.13, 0.25, 0.38, 0.50, 0.63, 0.75, 0.88, 1). For these reasons, we calculated the observed frequencies for each category of the swelling index according to the *cycling unit size* observed in each OMU. In doing so, we pooled all the swelling index from an OMU that share the same denominator (n) and then we calculated the observed frequencies in each subset (if there were more than one). In order to test whether the extreme values of the swelling index (categories + and -) were overrepresented as it was expected when females synchronize their swelling phases in the OMU, we needed to estimate the distribution of the swelling index expected by chance. The probability function from the binomial distribution can be used to calculate the expected frequencies for each category of the swelling index according to the *cycling unit size* observed in each OMU because females in each sample point can be found only in two states (i.e. swollen and flat). The probability function from the binomial distribution takes the following expression $f(x_{sf}) = \binom{n}{x_{sf}} p^{x_{sf}} (1-p)^{n-x_{sf}}$ being x_{sf} the number of females in the swollen phase, n the number of cycling females (the *cycling unit size*) and p de observed swollen female probability averaged across females in the same OMU and *cycling unit size*. A synchronous pattern will be characterized by higher frequencies of categories + and - than expected by chance according to the binomial distribution and asynchronous patterns will be characterized by higher frequencies of the category 0 and/or, depending on the number of cycling females, category - than expected by chance.

We analysed 23 OMUs and a total of 55 combinations between OMU and *cycling unit size* distributed in the following way: 23 units with two cycling females, 15 OMUs with three cycling females, 7 OMUs with four cycling females, 5 OMUs with five cycling females, 3 OMUs with six cycling females and 2 OMUs with seven cycling females (see Table 3 in results). However, in 15 of these combinations, the sample points were insufficient to perform the analysis or to obtain reliable results. We compared the observed frequencies of the index categories with the expected frequencies according to the binomial distribution using χ^2 test (Zar, 1999). When the observed frequencies

deviated from the expected ones, we run pairwise comparisons for the three categories recalculating in each case the expected frequencies in order to detect what category or categories deviated from the chance frequency. We employed the IBM SPSS 19 software to perform the tests. The global level of significance was set up at $\alpha = 0.05$.

3. RESULTS

3.1 *Breeding seasonality*

Table 1 summarizes parameters and results of the unimodal distribution patterns for each of the reproductive events and demographic factors.

Births were recorded in all months throughout the study period (fig.1a). Nevertheless, we found a slight but significant birth peak (Rayleigh test: $Z = 14.7$, $N = 407$, $P < 0.001$) centered on the 27th of November ($\mu = 328.2^\circ$, $r = 0.190$). This peak apparently spans from September to January during which the 55.8% of births were recorded. A secondary birth peak is visible in May, although bimodal tests did not confirm that observation ($Z = 1.2$, $N = 407$, NS). A similar seasonal pattern of births emerged when band I and band II were analyzed separately (band I: $\mu = 323.6^\circ$, $r = 0.225$, $Z = 8.1$, $N = 159$, $P < 0.001$; band II: $\mu = 332.1^\circ$, $r = 0.169$, $Z = 7.4$, $N = 248$, $P < 0.001$). Birth peaks were centered on different dates (band I: 23rd of November; band II: 1st of December), however, birth distribution did not differ between these two periods (Multisample Chi-squared test: $\chi^2 = 22.683$, $df = 35$, NS). Conversely, when we analyzed the birth distribution per year we found a significant birth peak in only 6 out of 27 years and 2 of these 6 were bimodal distributions (statistics do not show).

Variance in the gestation length was small during the study period (mean = 174.5 ± 2.1) as a consequence, the distribution of conceptions throughout the year showed a similar pattern than births but with nearly six months of latency between them (fig.1b). *Conceptions* were clustered around the 10th of June in a wide peak that apparently comprised from March to July and during which 56.8% of conceptions occurred ($\mu = 160.3^\circ$, $r = 0.194$, $Z = 14.7$, $N = 391$, $P < 0.001$). A secondary conception peak appears in November and it was confirmed by the bimodal analysis ($\mu = 307.0^\circ$, $r = 0.110$, $Z = 4.7$, $N = 391$, $P = 0.009$). However, the unimodal distribution seems to match better the observed distribution of conceptions based on the significance of the seasonal pattern. Indeed, when we analyzed the data from the two bands separately, we did not find

evidence of a bimodal distribution (band I: $Z = 2.5$, $N = 158$, NS; band II: $Z = 2.4$, $N = 223$, NS), instead, unimodal distribution of conceptions remained highly significant (band I: $Z = 6.7$, $N = 158$, $P = 0.001$; band II: $Z = 8.0$, $N = 223$, $P < 0.001$). Conceptions were

Table 1: Circular parameters and statistics that describe the distribution around the year of the reproductive events.

Reproductive event	Period	Mean vector (μ)	Length of the mean vector (r)	Rayleigh test (Z)	N	P-value
Birth	All study	27 th November (328.2°)	0.190	14.7	407	< 0.001
	Band I	23 th November (323.6°)	0.225	8.1	159	< 0.001
	Band II	1 st December (332.1°)	0.169	7.4	248	< 0.001
Conception	All study	10 th June (160.3°)	0.194	14.7	391	< 0.001
	Band I	5 th June (155.2°)	0.207	6.7	158	0.001
	Band II	14 th June (164.1°)	0.186	8.0	233	< 0.001
Menarche	All study	10 th June (160.0°)	0.297	8.0	91	< 0.001
	Band I	5 th June (155.2°)	0.445	7.3	37	0.001
	Band II	11 th June (161.5°)	0.232	2.7	50	0.068
Resumption of cycling	All study	25 th April (114.9°)	0.322	38.2	368	< 0.001
	Band I	5 th May (124.6°)	0.249	8.6	139	< 0.001
	Band II	21 th April (111.0°)	0.369	31.2	229	< 0.001
Infant death	All study	25 th December (356.0°)	0.243	10.1	171	< 0.001
	Band I	19 th November (319.6°)	0.244	4.0	68	0.018
	Band II	15 th January (15.2°)	0.290	8.6	103	< 0.001
Birth of non-surviving infants	All study	8 th December (338.5°)	0.250	10.7	171	< 0.001
	Band I	3 rd November (304.2°)	0.313	6.8	70	0.001
	Band II	5 th December (5.0°)	0.273	7.5	101	< 0.001

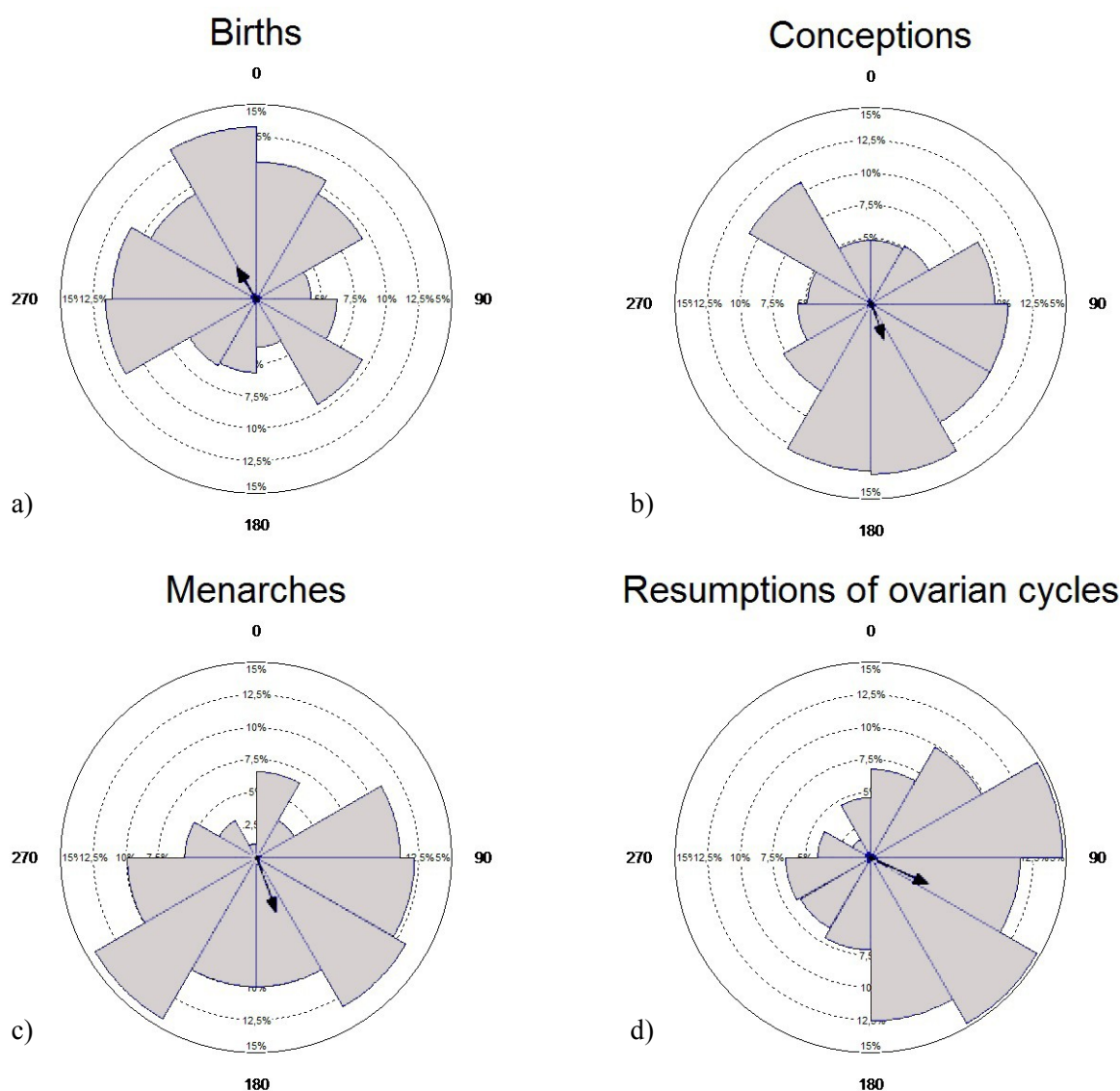


Fig1. Distribution of the reproductive events around the year. The year is plotted in a circular axis and it is divided evenly in twelve wedges that represent approximately all the months. The wedges are ordered clockwise beginning in 0 and their radiuses indicate frequencies. The arrow in each graph shows the direction (μ) and the length (r) of the mean vector. a) Births were not evenly distributed around the year showing a peak centered on the 27th of November. b) Conceptions were not evenly distributed around the year showing a peak centered on the 10th June. c) Menarches were not evenly distributed around the year showing a peak centered on the 10th June. d) Resumptions of cycling were not evenly distributed around the year showing a peak centered on the 8th December.

clustered around the 5th of June in band I ($\mu = 155.2^\circ$, $r = 0.207$) and around the 14th of June in band II ($\mu = 164.1^\circ$, $r = 0.186$) and the distributions were not significantly different ($\chi^2 = 28.427$, $df = 35$, NS). Similarly to the analysis of births, conceptions only showed a seasonal distribution in 6 of the 26 years and in 2 of these 6 years the pattern was bimodal.

Menarche was documented in all months but their distribution around the year was not uniform and females tended to experience their first ovarian cycle around the 10th of June ($\mu = 160.0^\circ$, $r = 0.297$, $N = 91$, $Z = 8.0$, $P < 0.001$, fig.1c). The peak in menarche apparently spans from March to September where 80.6% of these events were recorded. Band I and band II followed the same pattern of seasonality in the distribution of menarche but the peak in band II period was only marginally statistically significant (band I: $\mu = 151.2^\circ$, $r = 0.445$, $Z = 7.3$, $N = 37$, $P = 0.001$; band II: $\mu = 161.5^\circ$, $r = 0.232$, $Z = 2.7$, $N = 50$, $P = 0.068$).

Resumption of ovarian cycles after parturition was reported in all months but showed a seasonal distribution centered on the 25th of April ($\mu = 114.9^\circ$, $r = 0.322$, $Z = 38.2$, $N = 368$, $P < 0.001$, fig.1d) and it spanned from March to June during which the 53.5 % of the resumptions occurred. Band I and band II showed similar patterns when analyzed separately (band I: $\mu = 124.6^\circ$, $r = 0.249$, $Z = 8.6$, $N = 139$, $P < 0.001$; band II: $\mu = 111.0^\circ$, $r = 0.369$, $Z = 31.2$, $N = 229$, $P < 0.001$) with peaks centered on 5th of May and 21th of April, respectively. Again, their distributions did not significantly differ from each other ($\chi^2 = 34.174$, $df = 35$, NS).

Infant mortality showed a seasonal pattern either when the date of death and when the date of births of non-surviving infants were considered (death date: $Z = 10.1$, $N = 141$, $P < 0.001$; birth date: $Z = 10.7$, $N = 171$, $P < 0.001$). More infants died between December and January and the peak was centered on the 25th of December ($\mu = 356.0^\circ$, $r = 0.243$). However, the distribution of birth dates of non-surviving infants, that was centered on the 8th of December ($\mu = 338.5^\circ$, $r = 0.250$), did not significantly differ from the distribution of the total number of births ($\chi^2 = 11.813$, $df = 35$, NS). In other words, the number of infant deaths varied throughout the year according to the variation in the number of infant births.

Table 2 summarizes results of correlations between reproductive events and climate factors. The monthly mean daily insolation was positively correlated with conceptions

(Spearman correlation coefficient: $r = 0.589$, $N = 12$, $P = 0.044$, fig.2a) and menarche ($r = 0.816$, $N = 12$, $P = 0.001$, fig.3a), and negatively correlated with births ($r = -0.675$, $N = 12$, $P = 0.016$, fig.4a). Monthly mean daily minimum temperature and conceptions were positively correlated ($r = 0.579$, $N = 12$, $P = 0.049$, fig.2b) and monthly mean daily minimum and maximum temperature were correlated with menarche, as well (minimum: $r = 0.630$, $N = 12$, $P = 0.028$, fig.3b; maximum: $r = 0.693$, $N = 12$, $P = 0.013$, fig.3c). Monthly rainfall was only positively correlated with birthdates ($r = 0.669$, $N = 12$, $P = 0.017$, fig.4b). And finally, the resumption of cycling was not correlated with any of the climate variables. On the other hand, the climatic factors were correlated among them. Monthly mean daily minimum and maximum temperatures were highly correlated ($r = 0.994$, $N = 12$, $P < 0.000$) and both temperature measures were positively correlated with monthly mean daily insolation (minimum: $r = 0.913$, $N = 12$, $P < 0.000$; maximum: $r = 0.990$, $N = 12$, $P < 0.000$) and negatively correlated with monthly rainfall (minimum: $r = -0.668$, $N = 12$, $P = 0.018$; maximum: $r = -0.709$, $N = 12$, $P = 0.010$). At the same time, monthly mean daily insolation and monthly rainfall were negatively correlated ($r = -0.742$, $N = 12$, $P = 0.006$).

Table 2: Summary of the results from the correlations between climatic factors and reproductive events. The sample size in all correlations was 12.

	Reproductive event			
	Birth	Conception	Menarche	Resumption of cycling
Insolation	$r = -0.675$ P = 0.016	$r = 0.589$ P = 0.044	$r = 0.816$ P = 0.001	$r = 0.404$ P = 0.192
Mean temperature	$r = -0.459$ P = 0.134	$r = 0.547$ P = 0.066	$r = 0.667$ P = 0.018	$r = 0.098$ P = 0.761
Mean maximum temperature	$r = -0.490$ P = 0.106	$r = 0.547$ P = 0.066	$r = 0.693$ P = 0.013	$r = 0.138$ P = 0.668
Mean minimum temperature	$r = -0.414$ P = 0.181	$r = 0.579$ P = 0.049	$r = 0.630$ P = 0.028	$r = 0.043$ P = 0.895
Rainfall	$r = 0.669$ P = 0.017	$r = -0.321$ P = 0.309	$r = -0.535$ P = 0.073	$r = -0.266$ P = 0.404

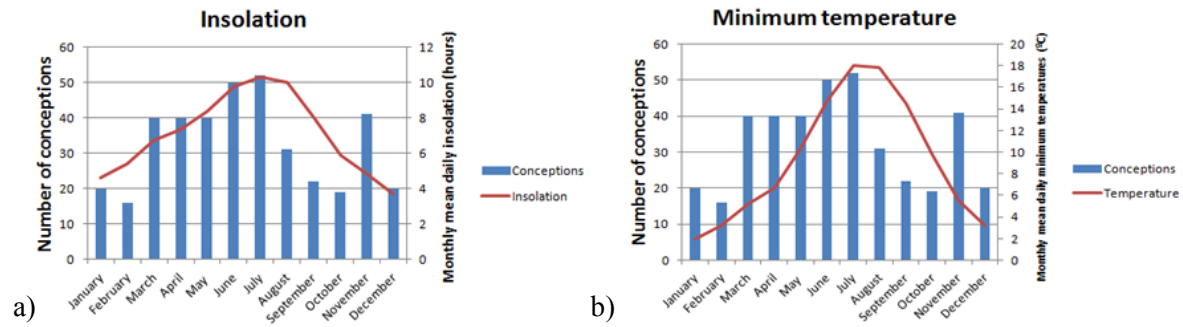


Fig2. Correlations between conceptions and climatic variables. Only significant correlations are shown. The monthly frequency of conceptions was positively correlated with (a) monthly mean daily insolation and (b) monthly mean daily minimum temperatures.

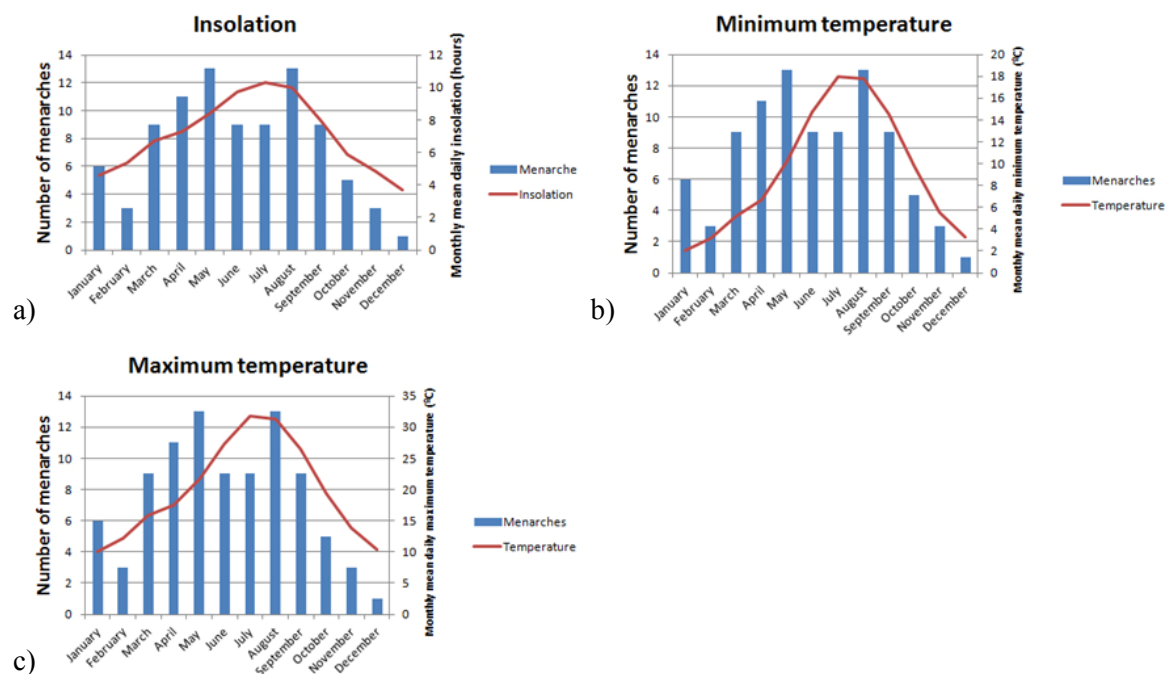


Fig3. Correlations between menarches and climatic variables. Only significant correlations are shown. The monthly frequency of menarches was positively correlated with (a) monthly mean daily insolation, (b) monthly mean daily minimum temperatures and (c) monthly mean daily maximum temperatures.

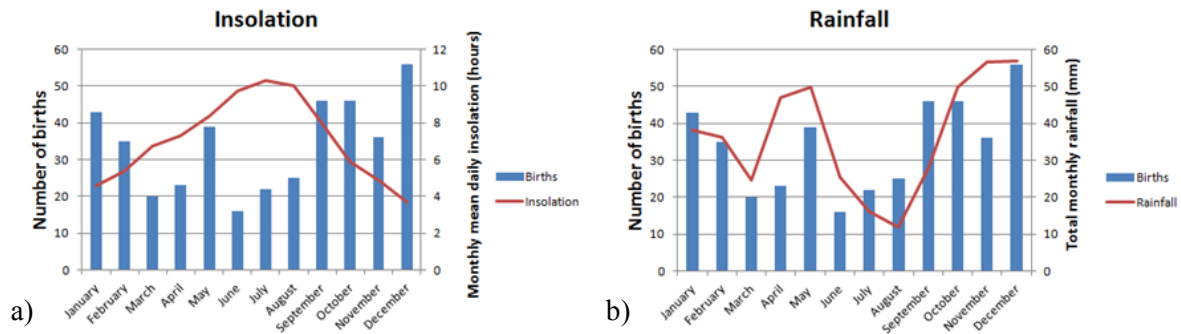


Fig4. Correlations between births and climatic variables. Only significant correlations are shown. Monthly frequency of births was negatively correlated with (a) monthly mean daily insolation and positively correlated with (b) monthly mean daily minimum temperatures.

3.2 Ovarian synchrony

Table 3 summarizes the results for each OMU according to the number of cycling females. From the 40 reliable analyses run, in 10 of them the observed values deviated from the expected ones. In five cases the extreme values of the swelling index, represented by the categories + and -, were less frequent than expected by chance when compared with the category 0. This pattern may indicate asynchrony in the swollen phases between the females in the same OMU. Moreover, in two additional analyses, the frequency of the lower values of the index was smaller than expected by chance when compared with the category 0. The frequency of upper values followed the same trend but the difference between observed and expected values did not reach statistical significance when compared with category 0. Nevertheless, this pattern may reflect some degree of asynchrony in the units. On the other hand, in two instances the extreme values of the index, categories + and -, were more frequent than expected by chance when compared with the central category. This pattern may indicate synchrony in the swollen phases between the females in the same OMU. Additionally, in one case only the upper value of the index was more frequent than expected by chance. Despite the lower values found they did not deviate from the expectation by chance, the pattern is likely to indicate synchrony as well.

Table 3: Results from the Chi-squared test performed for each OMU according with the number of simultaneously cycling females.

Males		Amón	Geb	Aarón	Moisés	Stranger	Momo	Faruk	Chad	Netto	Ra	Igor
2 females	# + (obs/exp)	37/39,2	46/49,1	21/30,3	23/24,5	38/33,2	30/30,3	76/85,3	79/59	24/28,3	13/14,6	13/13,6
	# 0 (obs/exp)	135/133,3	152/147,4	104/87,1	82/80,1	61/71,9	80/80,4	224/208,4	131/169,8	100/92,4	30/27	29/22,3
	# - (obs/exp)	114/113,5	109/110,5	55/62,7	65/65,3	45/38,9	54/53,3	121/127,4	141/122,2	72/75,3	11/12,4	3/9,1
	Chi-squared	0,141	0,365	7,055	0,144	3,293	0,015	2,49	18,547	1,435	0,686	6,158
	p-value	0,932	0,833	0,029	0,930	0,193	0,993	0,288	0,000	0,488	0,710	0,046
		Random	Random	<i>Asynchrony</i>	Random	Random	Random	Random	<i>Synchrony</i>	Random	Random	<i>Asynchrony</i>
3 females	# + (obs/exp)	21/22	23/17,6	4/7	3/6,1	27/17,9	1/3,8	4/9,4	17/13,1	7/13,5	8/9	9/4,3
	# 0 (obs/exp)	220/203,7	155/152,3	46/42	76/64,6	130/145,5	40/31,2	85/72,3	114/121,3	112/97,1	21/19,9	7/14,4
	# - (obs/exp)	36/51,3	28/36,2	6/7	10/18,3	39/32,6	1/7	8/15,3	34/30,6	11/19,4	1/1,1	4/1,3
	Chi-squared	5,919	3,587	1,81	7,367	7,591		8,837	1,979	9,003		
	p-value	0,052	0,166	0,405	0,025	0,022		0,012	0,372	0,011		
		Random	Random	Random	<i>Asynchrony</i>	<i>Synchrony</i>		<i>Asynchrony</i>	Random	<i>Asynchrony</i>		
4 females	# + (obs/exp)	47/48,2	17/20,3	8/8,1	6/5,4	11/15,5	17/16,9	5/6				
	# 0 (obs/exp)	77/76,9	43/35,6	11/9,8	5/7,8	33/23,5	12/16,7	12/9,2				
	# - (obs/exp)	87/86	40/44,1	7/8,1	10/7,9	20/25	16/11,5	8/9,8				
	Chi-squared	0,041	2,456	0,318	1,644	6,114	3,088	1,362				
	p-value	0,98	0,293	0,853	0,44	0,047	0,213	0,506				
		Random	Random	Random	Random	<i>Asynchrony</i>	Random	Random				
5 females	# + (obs/exp)	14/9,8	8/6,9	4/3,4	2/2,8	2/0,9						
	# 0 (obs/exp)	38/45,9	24/26,2	14/17	9/6,7	5/7,1						
	# - (obs/exp)	23/19,2	10/9	10/7,6	0/1,4	6/5,1						
	Chi-squared	3,878	0,485									
	p-value	0,144	0,785									
		Random	Random									
6 females	# + (obs/exp)	3/2	7/5,6	0/0,8								
	# 0 (obs/exp)	34/34,8	26/28,6	7/5,5								
	# - (obs/exp)	11/11,2	4/2,8	0/0,7								
	Chi-squared											
	p-value											
7 females	# + (obs/exp)	0/0,8	0/0,4									
	# 0 (obs/exp)	17/16,4	3/2,5									
	# - (obs/exp)	2/1,8	0/0,1									
	Chi-squared											
	p-value											

Table 3 (cont.)

Male	Paris	Fobos	Fom	Castor	Poto	Oichi	Grim	Cra	Gaos	Perseo	Gogh	Osiris
2 females												
# + (obs/exp)	27/28,4	17/14,8	25/28,3	21/18,2	7/7,2	35/29,3	10/6,5	<i>12/17,7</i>	59/53,3	39/29,6	23/27	12/5,7
# 0 (obs/exp)	69/66,6	52/57,4	54/48,2	34/39,4	24/20	75/87,8	11/18	<i>43/31,4</i>	93/102,5	78/81,8	58/49,9	21/34,1
# - (obs/exp)	38/39,1	59/55,8	18/20,5	24/21,4	10/13,8	73/65,9	16/12,4	<i>8/13,9</i>	53/49,2	51/56,5	19/23	58/51,2
Chi-squared	0,183	1,033	1,393	1,506	1,861	3,764	5,601	<i>8,646</i>	1,768	3,679	2,62	12,961
p-value	0,913	0,597	0,498	0,471	0,394	0,152	0,061	<i>0,013</i>	0,413	0,159	0,270	0,002
	Random	Random	Random	Random	Random	Random	Random	<i>Asynchrony</i>	Random	Random	Random	Synchrony
3 females												
# + (obs/exp)	0/2,2	0/0,9	1*/	0*/								
# 0 (obs/exp)	21/15,7	3/2	0*/	1*/								
# - (obs/exp)	0/3,1	0/0,1	0*/	0*/								
Chi-squared												
p-value												

Bold figures denotes that synchronous pattern was detected and bold and italic figures denotes that asynchronous pattern was detected

*: The expected values were not calculated because the index was only available for one sample point.

Focusing now on the OMUs, from the 14 OMUs whose results were only available for two cycling females, either because it was the maximum number of simultaneously cycling females during all unit tenure or because the sample size precluded performing the test with three or more swollen females, the predominant pattern was the random pattern which was showed by 11 units. The remaining three units displayed heterogeneous patterns; the females in Osiris' unit were synchronized whereas the females in Igor's unit and Cra's unit were *desynchronized*. On the other hand, in the 9 OMUs that contained more than two cycling females simultaneously and whose results were available for different *cycling unit sizes*, three of these units showed a consistent random pattern across their different *cycling unit sizes*, four of them displayed a mixture of random and asynchronous patterns, in one case a mixture of random and synchronous patterns and in the last case a mixture of random, synchronous and asynchronous patterns.

Finally, if we focus on the number of cycling females, only the results from the units that contained five cycling females simultaneously showed a uniform pattern that matched a random pattern. The other *unit cycling sizes* (from 2 to 4) showed a mixture of random, synchronous and/or asynchronous patterns (see Table 3).

4. DISCUSSION

4.1 *Breeding seasonality*

All the reproductive events analysed in this study, which were conceptions, births, menarches and the postlactational resumption of ovarian activity, were unevenly distributed across the year. Although conception and birth peaks are a common feature in other baboon populations, including hamadryas, and they have been reported both in captivity settings and in wild populations (Altmann, 1980; Beehner et al., 2006; Bentley-Condit y Smith, 1997; Cheney et al., 2004; Janson y Verdolin, 2005; Kummer, 1968; Lycett et al., 1999; Rhine et al., 1988; Zuckerman, 1952), they are thought to be linked to seasonal variations in food abundance that, at the same time, determines energy balance, female body condition and the probability of conception in baboons and other primates (Beehner et al., 2006; Ellison et al., 1993; Knott, 2005). Furthermore, menarche and the resumption of ovarian activity after parturition may be affected, as well, by female body condition and, hence, by food availability (Alberts et al., 2005; Bercovitch, 1987). In our study colony, however, females' fertility was not constrained by energy intake as food was provided in sufficient and fairly stable amounts throughout the year. This

circumstance was used to investigate the effects of climatic variables on female reproduction. These effects may be driven by thermoregulatory demands and/or by the direct influence of climatic factors on the timing of reproductive events.

In temperate zones, like Madrid, temperature varies seasonally and the thermoregulatory demands will vary accordingly. This annual variation in energy expenditure due to thermoregulatory demands can produce an unevenly distribution of reproductive events if its magnitude affects energy balance and the female body condition throughout the year (*thermoregulatory hypothesis*). Consequently, conceptions, menarches and the resumption of ovarian activity, that are thought to be sensitive to female body condition (see references above), should be affected by extreme temperatures (Beehner y McCann, 2008; Elizondo, 1977; Stelzner, 1988). In our population, conceptions and menarches were more frequent in months with higher minimum temperatures suggesting a negative effect of low minimum temperatures on conceptions and on the onset of the females' reproductive career, which lends support to the *thermoregulatory hypothesis*. Additionally, menarche was more frequent in months with higher maximum temperatures but conceptions did not. Apparently, high maximum temperatures did not have a major impact on conceptions and, in contrast with the *thermoregulatory hypothesis*, they were positively associated with the onset of the reproductive activity in females. However, the effect of high temperature is related to a loss of water that represents an indirect cost from thermoregulation (Stelzner, 1988) and the *ad libitum* availability of water in the enclosure could eliminate this cost in our study. In addition, high temperatures may constrain time budgets in wild population (Hill, 2005), but it is unlikely that they have the same effect in captive settings where animals do not need to travel and search for food and other resources. Moreover, high temperatures affect spermatogenesis (Bedford, 1991), however, maximum temperatures during the long-term study were not extremely high (the mean value for the three hottest months were 30.2 C°) and, apparently, they did not affect male physiology in a subspecies that, in any case, is adapted to arid environments (Swedell, 2011). Therefore, we suggest that the positive correlation between monthly mean daily maximum temperature and menarche was driven by the effect of low monthly mean daily minimum temperature on the distribution of menarche and by the fact that months with higher minimum temperatures were those with higher maximum temperatures. On the other hand, the resumption of the ovarian activity after parturition was not affected by temperature.

Baboons are conveniently described as capital breeders, however, the direct influence of climatic variables on the timing of reproductive events in species that mainly rely on internal cues to onset reproduction (*mixed cuing hypothesis*) are poorly studied (e.g. Anderson et al., 2006). Rainfall usually determines increases in food availability (Deshmukh, 1984; Knapp y Smith, 2001) and it could have been selected as a proximate cue to predict periods of increased food availability in unpredictable environments. The results show that the distribution of conceptions, menarche and the resumption of ovarian activity after parturition were not affected by rainfall and, therefore, they are indicative that females were not using rainfall to onset reproduction. Surprisingly, births were more frequent in months with higher rainfall. This association is found in income and relaxed income breeders that rely on external cues, mainly photoperiod, to match the most favorable season with lactation (Brockman y van Schaik, 2005a; Di Bitetti y Janson, 2000), whereas in capital breeders rainfall is usually associated with conceptions (Beehner et al., 2006; Bercovitch y Harding, 1993; Cheney et al., 2004; Lycett et al., 1999).

Photoperiod is a pervasive factor used by a broad range of taxa, from rotifers to mammals, to time their reproductive events to the most favourable season across the year (Bradshaw y Holzapfel, 2007). The physiological substrate for sensitivity to photoperiod, the retinal-hypothalamic-pineal axis (RHP), is functional and capable to produce a melatonin signal of day length in primates (reviewed in Bronson, 2004; Ellison et al., 2005; Wehr, 2001) although in non-seasonal mammals it is thought to be decoupled from the gonadotropin regulatory mechanism (Bronson, 1995; Prendergast et al., 2002). In contrast, our results show that a non-seasonal primate (i.e. baboons) may retain certain responsiveness to melatonin signal since conceptions and menarche were more frequent in months with longer day length. However, this photoperiod responsiveness did not produce the adaptive matching between the most costly component of a female's reproductive cycle (i.e. lactation) and the most favorable part of the year, a relationship that has been reported in income breeders. First, rainfall and food intake were not related in our population. And second, rainfall was negatively correlated with monthly mean daily minimum temperatures and, as a consequence, females would be timing lactation with the less favorable season in thermoregulatory terms. To summarize, the *mixed cuing hypothesis* is partially supported because although rainfall was not being used as a

proximal cue to anticipate increases in food abundance, females, apparently, clustered conceptions and menarche according to day length.

A seasonal pattern of unweaned offspring deaths would cause seasonal peaks in the distribution of the reproductive events. In the colony, more unweaned infants died between December and January. However, these increased numbers of deaths can be explained by the increased numbers of births centered at the end of November. In other words, unweaned infant mortality rate remained constant throughout the year, a result that is not surprising in a setting where predation pressure and periods of food scarcity were absent. Consequently, the seasonal distribution of unweaned infant deaths was the consequence rather than the cause of the seasonal distribution in the reproductive events.

Together, the evidence reported in this study suggests that conceptions and the onset of the females' reproductive careers were affected by thermoregulatory demands that varied throughout the year and by photoperiod. However, the variation in the thermoregulatory demands due to cold temperatures and the photoperiodic variation across the year follow a very similar pattern since they were highly correlated. In this study, we were unable to disentangle both effects and, as a consequence, we could not determine whether photoperiod responsiveness was a spurious result emerging from annual variation in energy expenditure or whether the association between minimum temperatures and conceptions and menarche was spurious and the outcome of photoperiod responsiveness. Moreover, the two phenomena may be operating at the same time. We can speculate that our results are best explained by the *thermoregulatory hypothesis* as there is clear empirical evidence that cold temperatures are associated with physiological costs (Beehner y McCann, 2008; Elizondo, 1977; Weingrill et al., 2004; Wittert et al., 1992), whereas the empirical evidence for photoperiod responsiveness in non-seasonal mammals is mixed and scarce (Bronson, 2004; Foster y Roenneberg, 2008; Wehr, 2001). However, it can be argued that the feeding conditions that characterized captive groups may cushion the effects of the thermoregulatory costs on females' fertility and, in this context, if some responsiveness to melatonin in the hypothalamic-pituitary-gonadal axis, that regulates reproduction, remains in baboons as a conservative trait, it is possible that a slight effect of photoperiod in timing reproductive events may emerge in a context of fairly stable energy balance, and in absence of predation pressure. This effect would lack any adaptive value since we have argued that the matching of birth and

rainfall is incidental rather than a part of the female's reproductive strategy. Finally, both menarche and the resumption of ovarian activity showed annual peaks in their distribution, but whereas menarche's distribution was determined by similar factors that affect conceptions, the reported peak in the resumption of ovarian activity is best explained by the seasonal distribution of conceptions and births since it was not affected by any of the climatic factors considered.

In conclusion, baboons usually inhabit environments subject to unpredictable changes in food abundance both in short and long time scales (e.g. Altmann et al., 2002; Norton et al., 1987). As a consequence, females appear to have adopted a capital breeding strategy in which a certain threshold of energy is needed to successfully conceive (e.g. Beehner et al., 2006; Brockman y van Schaik, 2005a). Food availability and its variation across the year is probably the most important factor in determining female body condition and the seasonal distribution of reproductive events. However, we show in this study that climatic factors and, concretely, minimum temperature may have a direct impact on the distribution of the reproductive events probably by affecting the energy balance due to a seasonal variation in the energy invested on thermoregulation. In addition, we found a certain degree of photoperiod responsiveness in the annual distribution of conceptions and menarche. However, we were unable to determine the weight of each of these two effects on female reproduction and it would be interesting to further investigate how external cues modulate, if at all, the probability of conception and menarche with regards to female body condition in wild or captive populations subjected to fluctuating food resources.

4.2 Ovarian synchrony

No consistent pattern of synchrony or asynchrony was detected neither between different OMUs of the same *cycling unit size* nor among different *cycling unit sizes* of single OMUs. First, the random pattern was the prevalent pattern found in each of the different *cycling unit sizes* analysed. Moreover, from the few units that deviated from randomness, the asynchronous pattern was predominant in all the *cycling unit sizes* analysed. Second, from the 9 OMUs that contained more than two simultaneously cycling females with valid results, the only consistent pattern was the random pattern showed by 3 units. The other 6 OMUs displayed a mixture of random and synchronous or asynchronous patterns and in one case a mixture of random, synchronous and

asynchronous patterns. Obviously, in units that only contained simultaneously two or fewer cycling females or in which the results were only available for two cycling females, their results were consistent over all their unit tenure. However, only three out of fourteen units were found to display a non-random pattern, either synchronous or asynchronous.

According to the *female reproductive strategy*, we postulated that hamadryas females should synchronize or should avoid overlapping their swollen phases depending on the trade-off between the benefits derived from the reduced male coercion and the costs arising from the increased inter-female competition for the social access to the male and, in turn, that this trade-off changes its balance according to the number of cycling females in the unit which varies between and within OMUs. Consequently, females should synchronize its cycles in small OMUs in order to reduce the male coercion and they should desynchronize its cycles in larger OMUs in order to decrease female competition for access to the leader male. However, our results do not support any of the predictions set out as we found that the great majority of units and over the majority of their tenures their females neither synchronized nor desynchronized their ovarian cycles. Moreover, in the few units that females synchronized or desynchronized its cycles during some part of the male's tenure, the expected relationship between *cycling unit size* and synchrony pattern was not found. Many of the recent studies that tested for synchrony in primates including humans found similar results as they failed to detect synchrony or asynchrony (Monfort et al., 1996; Setchell et al., 2011; Tobler et al., 2010; Yang y Schank, 2006; Bergman, 2006; but see Eberle y Kappeler, 2004; Matsumoto-Oda et al., 2007; Pereira, 1991). Moreover, some of these studies showed that cycle patterns oscillated between states of pseudosynchrony and pseudoasynchrony in both non-natural and natural fertility contexts. This oscillation is thought to emerge from the variability in cycle lengths between females that will approach the receptive periods in some moments whereas it will separate them in others, creating a perception of synchrony or asynchrony respectively (Clarke et al., 2012; Tobler et al., 2010; Yang y Schank, 2006). In light of this evidence, Clarke and colleagues (2012) postulated that chacma baboon females do not facultatively adjust the timing of their receptivity according to the demographic context, rather, the states of synchrony or asynchrony that can be detected in populations are the result of non-deterministic changes in female reproductive condition and, as a consequence, ovarian synchrony would be a non-adaptive phenomenon. In addition, McClintock (1998) postulated that synchrony is a by-product of inter-female pheromone

modulation of ovulation that has been selected for in other contexts. In relation to the *non-adaptive hypothesis* of ovarian synchrony, our results are best explained if states of synchrony and asynchrony are the outcome of the population dynamics since we recorded both states in a few OMUs and the only state expected when ovarian synchrony is a by-product of inter-female pheromone modulation of ovulation is synchrony.

In this study, we used an alternative approach that differs from those employed in recent studies investigating synchrony in primates (e.g. Matsumoto-Oda et al., 2007; Setchell et al., 2011; Tobler et al., 2010), because female reproductive states were not collected daily, a necessary condition to use the randomized procedures. Two major limitations are present in the methodological approach employed in this study. First, it does not account for individual variation in the duration of the swollen phases. This is a direct consequence of not having been able to estimate the duration of the swollen and flat phases from each female in the units. And second, the method assumes that data from female reproductive condition are independent from one sample point to another. Although female condition is not independent across its cycle days, as we analysed reproductive condition on a non-daily basis, and we divided the analyses according to the number of females in cycling phases, this circumstance may provoke the pooling of data from different periods of the unit tenure and thus the violation of the data dependency may be attenuated. Being aware of these limitations, however, our results are consistent with the only work in hamadryas that used randomized procedures to assess synchrony in female ovarian cycles (Tobler et al., 2010). A further difference in our study compared with the latter is that females in our colony reproduced naturally (they were not sterilized) and the study period was longer for the most of the OMUs analysed. This longer study period may provoke in some OMUs the oscillations between synchrony and asynchrony described in the former studies and that may explain the few results obtained that deviate from the random pattern in our study.

Hamadryas baboons are one of the most male-dominated societies among primates and mammals in general (Smuts y Smuts, 1993; Swedell y Schreier, 2009). Males coerce their females on a regular basis and with particular intensity during male takeovers and abductions causing a fitness cost to the involved females (Polo y Colmenares, 2012; chapter 3 in this study). In addition, female movements and choices are limited by this male control (Kummer, 1990; Swedell y Schreier, 2009). In this scenario, females would benefit from any counterstrategy that decreases the costs associated with male coercion.

However, the selection of such strategy is not always possible either because the manipulation of the coercive trait is unfeasible or because the cost associated with it is higher than the benefit (Lessells, 2006). Although the synchronization of ovarian cycles can be attained in just a few cycles, which allows for its appearance in naturally fertile populations, its pay-offs are asymmetric in a given interbirth interval. This occurs when the overlap of the swollen phases is achieved via a coupled-oscillator system of pheromonal exchange, because some females will experience shorter cycles and others will display longer ones (Clarke et al., 2012; Schank y McClintock, 1997; Stern y McClintock, 1998). Therefore, females should reverse these pay-offs during several interbirth intervals in order for the strategy to be stable (Clarke et al., 2012). This long-term reciprocity may be difficult to achieve if the benefits from synchronization are not equally attained by all females in the group, a circumstance that is likely to occur in hamadryas baboons where females differ in their rank and in their bond to the leader male (Bachmann y Kummer, 1980; Chalyan et al., 1991; Kummer, 1968; Leinfelder et al., 2001; Sigg, 1980). Moreover, the increased interfemale competition associated with the increased overlapping of swollen phases (Zinner et al., 1994) may cause that the benefits gained by the synchronization were insufficient to achieve a stable reciprocity of pay-offs (Clarke et al., 2012). On the other hand, the synchronization of ovarian cycles could be unnecessary in primate species in which females exhibit exaggerated sexual swellings. According to the graded signal hypothesis (Nunn, 1999a), the main function of this sexual signal, that is associated with prolonged sexual receptivity periods, is to manipulate the paternity certainty among the males in the group reducing the risk of infanticide and allowing the polyandrous mating and the female mate choice.

In conclusion, male coercion often leads to the evolution of females' counterstrategies that alleviate or suppress the cost of that coercion, however, in some circumstances the selection of these counterstrategies is unlikely due mainly to the particular relation between the costs of the female's counterstrategy and the benefits that this strategy confers to females or because the manipulation of male strategy is unfeasible (Lessells, 2006). Although the evidence is scarce, it indicates that synchronization of the ovarian cycles in hamadryas females is a strategy that has not been selected to counteract male coercion either because it is costly or because it is unnecessary as females can achieve similar results via alternative strategies, and its punctual appearance can be explained as the outcome of a population process. More studies in a wider range of

settings and populations are needed to confirm these conclusions and to determine the causes of the lack of synchrony.

Capítulo 5

Discusión general

1. Consideraciones generales

En las especies sociales, la forma en la que los individuos se relacionan entre sí, dentro y entre los grupos, tiene importantes repercusiones para su eficacia biológica (Cameron et al., 2009; Seyfarth y Cheney, 2012; Silk et al., 2009). En ocasiones, los individuos establecen relaciones basadas en la cooperación, lo que les permite explotar un recurso con mayor eficiencia o acceder a él con preferencia a otros individuos. En otros casos, los intereses de ciertos individuos que conviven dentro de un grupo social entran en conflicto, por lo que sus relaciones estarán caracterizadas por la competencia y el antagonismo. Sin embargo, lo más frecuente es que tanto la cooperación como la competición formen parte integral de la mayoría de las relaciones que establecen los individuos en los grupos sociales (Dunbar, 1988; Hinde, 1983b; Sussman y Garber, 2007). A este respecto, las relaciones intersexuales y en concreto aquéllas que poseen un efecto sobre la reproducción, no escapan a esta naturaleza multivariada de las relaciones sociales ya que, a pesar de que los implicados necesitan cooperar para alcanzar un objetivo imposible de conseguir de manera individual, los intereses de las partes pueden divergir sobre muchos aspectos de la reproducción y/o cuidado parental dando lugar a un escenario de conflicto sexual (e.g. Arnqvist y Rowe, 2005a; Chapman et al., 2003).

El conflicto sexual, y específicamente aquél que afecta a los alelos de loci distintos en ambos sexos, puede ocasionar procesos de coevolución sexual antagonista con importantes consecuencias evolutivas para la morfología, el comportamiento y la fisiología de los individuos implicados (Arnqvist y Rowe, 2005a; Setchell y Kappeler, 2003; Stumpf et al., 2011). A su vez, la coerción sexual, incluida su forma más extrema, i.e., el infanticidio, es una respuesta adaptativa de los machos al conflicto sexual entre los sexos y puede jugar un papel clave en la configuración de los sistemas sociales. Por este motivo se han incorporado como factores importantes en los nuevos modelos socioecológicos, los cuales tratan precisamente de establecer los factores determinantes en la aparición de los diferentes sistemas sociales observados en primates (Isbell y Young, 2002; Sterck et al., 1997).

En este trabajo se plantean y contrastan diversas hipótesis relacionadas con la teoría del conflicto sexual, específicamente con la coerción sexual, y con la teoría socioecológica en una colonia de babuinos hamadriades alojada en el zoológico de Madrid. Esta subespecie posee una serie de características morfológicas y

comportamentales que la convierten en un buen modelo en el que abordar estas cuestiones. Por un lado, el dimorfismo sexual en tamaño es muy acusado, los machos alcanzan un peso que supera en un 75% al de la hembra (Swedell, 2011). Por otro lado, las hembras son habitualmente transferidas entre las unidades reproductivas de manera forzada en procesos en los que puede estar implicada una agresión abierta entre los machos competidores o en los que no se registra dicha agresión por muerte o enfermedad de uno de los machos (Abegglen, 1984; Kummer, 1968; Pines y Swedell, 2011; Swedell et al., 2011). Por último, los machos emplean regularmente la agresión o la amenaza hacia las hembras pertenecientes a su OMU (Colmenares et al., 2002; Kummer, 1968; Swedell, 2006). Este grupo de comportamientos agonísticos categorizados conjuntamente como pastoreo (*herding*) pueden ser empleados en diversos contextos, entre ellos, en la incorporación de nuevas hembras en la OMU (Swedell y Schreier, 2009). Es precisamente este escenario, el de la transferencia de las hembras a un grupo social extraño con unas relaciones ya establecidas, el que capitalizamos para investigar el proceso de formación del vínculo heterosexual entre la hembra abducida y el nuevo macho dentro de un contexto social (véase capítulo 2). Así mismo, también estuvimos interesados en investigar las consecuencias últimas, es decir, para la eficacia biológica de las hembras, del proceso de abducción, ya que su evaluación es necesaria para contrastar una predicción clave de la hipótesis de la coerción sexual (véase capítulo 3). Por último, de existir un coste asociado a las transferencias y vinculado a un contexto de coerción sexual sobre las hembras, éste podría ocasionar la aparición de estrategias que redujesen el daño y/o la carga del conflicto (Lessells, 2006). En el capítulo 4 se investiga la posibilidad de que las hembras ajusten facultativamente la duración de sus ciclos ováricos para sincronizarlos y limitar el control coercitivo del macho. Además, en este capítulo se estudia otro tipo de sincronía reproductiva, la estacionalidad en los eventos reproductivos, que, aunque no está directamente relacionada con la sincronía ovárica, es un elemento importante en la estrategia reproductiva general de la hembra.

2. Procesos comportamentales asociados al establecimiento del vínculo heterosexual en díadas con un fuerte dimorfismo sexual en tamaño y en un contexto social

En relación con las consecuencias proximales del proceso de abducción, los resultados obtenidos muestran que las estrategias comportamentales que emplean los

machos y las hembras durante la formación del vínculo difieren entre sí. Las hembras abducidas recibieron niveles elevados de agresión por parte de sus nuevos machos respecto a los que recibían en sus antiguas OMUs y respecto al que recibieron el resto de hembras cuyos niveles no variaron durante el estudio. Sin embargo, los niveles de espulgamiento que recibieron las hembras abducidas no se vieron incrementados después de ser transferidas. Por tanto, los machos responden a la incorporación de una hembra incrementando el esfuerzo de pastoreo sobre ella pero sin focalizar el espulgamiento sobre ésta. Las hembras abducidas, en cambio, sí que aumentaron la cantidad de espulgamiento que dirigieron a sus nuevos machos, espulgándoles más que las residentes e incrementando sus propios niveles respecto a los que presentaban con anterioridad a la transferencia. Las hembras, en su caso, responden a dicho proceso mediante una inversión en el espulgamiento dirigido al nuevo macho. Por otro lado, este proceso no ocurre en aislamiento, puesto que las hembras adultas suelen transferirse a unidades ya establecidas y, por tanto, con hembras residentes (e.g. Kummer, 1968). A este respecto, en nuestro estudio encontramos que la cantidad de espulgamiento que las hembras residentes dirigieron a su macho después de las transferencias correlaciona negativamente con el tamaño de la unidad reflejando cierto grado de competencia entre ellas por el acceso al macho. Sin embargo, las hembras abducidas escaparon a este efecto de la competencia y sus niveles de espulgamiento no sólo fueron mayores que los de las residentes, sino que fueron independientes del tamaño de la unidad. Y en ningún caso se encontró esta relación negativa en el periodo anterior a las abducciones. Por otro lado, el tamaño de la OMU afectó de manera negativa a la cantidad de espulgamiento que el macho dirigió a sus hembras sin distinción del estatus de éstas (abducidas o residentes) y, en menor medida, al pastoreo, poniendo de manifiesto que el principal determinante de los niveles de pastoreo del macho es la condición de abducida o residente de la hembra.

Considerando el conjunto de los resultados obtenidos, se puede señalar que se validaron total o parcialmente las tres hipótesis propuestas en el capítulo 2 de este estudio: la hipótesis del condicionamiento, la hipótesis del espulgamiento como apaciguamiento y la hipótesis del efecto del contexto social.

La hipótesis del condicionamiento postula el empleo del pastoreo por parte de los machos como la principal estrategia comportamental en la formación del vínculo con la hembra abducida. Mediante la agresión, los machos condicionan a la hembra a seguirlos y

a permanecer cerca de ellos, restringiendo sus movimientos y separándolas de manera forzada de su anterior unidad (Swedell y Schreier, 2009). Por lo tanto, dicha hipótesis tiene dos niveles de análisis, uno es el nivel proximal, que afecta al patrón comportamental exhibido en el establecimiento del vínculo heterosexual, y el otro es el nivel último, que afecta a la eficacia biológica de la hembra y que será tratado en el siguiente punto de este capítulo. A nivel proximal, de ser cierta la hipótesis, esperaríamos un incremento en la frecuencia de pastoreo sobre las hembras transferidas por parte del macho que trata de incorporarlas a su unidad. Kummer (1968) de manera descriptiva en su monografía y Swedell y Schreier (2009) en un estudio cuantitativo de cinco transferencias que ocurrieron en una banda de hamadriades en libertad documentaron un aumento del pastoreo durante los procesos de transferencia por parte, sobre todo, de los machos que adquirieron a las hembras. Nuestros resultados son coherentes con la evidencia empírica existente y, a su vez, muestran claramente que el incremento en las tasas de pastoreo se origina por un incremento específico de dichos comportamientos sobre las hembras recién incorporadas, no viéndose afectadas el resto de hembras de la unidad. Ciertamente, estos resultados son plenamente compatibles con la hipótesis del condicionamiento, pero no hay que olvidar que las transferencias son eventos complejos donde concurren diversos factores, entre los que es probable que se encuentre el conflicto sexual, pero también la competencia entre los machos, y, por tanto, en los que las consecuencias de ambos factores deben ser consideradas como posibles causas de los niveles incrementados de pastoreo sobre las hembras transferidas. De este modo, existen principalmente dos procesos derivados de la competencia entre los machos que podrían explicar los patrones obtenidos en este y en anteriores estudios (e.g. Swedell y Schreier, 2009): la redirección de la agresión y las demostraciones agresivas (Kitchen et al., 2009; Watts et al., 2000).

Por un lado, la agresión redirigida hacia otros miembros del grupo es una de las posibles estrategias post-conflicto disponible para los individuos inicialmente involucrados en él y que, entre otras funciones, posibilita la disminución de los niveles de estrés y/o aleja el foco del conflicto inicial dificultando la re-agresión o la escalada del mismo (Aureli y van Schaik, 1991; Watts et al., 2000). Por otro lado, las demostraciones agresivas hacia las hembras se originan como consecuencia directa de la competencia entre los machos y funcionarían como exhibiciones de poder o dominancia hacia los otros individuos del grupo (Kitchen et al., 2009). En los babuinos hamadriades, las agresiones

redirigidas con una función distractora o de reducción de la tensión es esperable que vayan dirigidas a las hembras de la unidad de la que es propietario el macho ya que de ser dirigidas a las hembras de otras unidades podrían desencadenar nuevos conflictos o la escalada del mismo conflicto si dichas hembras corresponden a la unidad de uno de los agresores iniciales (Romero y Colmenares, 2003; Zaragoza y Colmenares, 2002). En el caso de las demostraciones agresivas, de producirse en hamadriades, estarían dirigidas también hacia las hembras propias si su función es la de mostrar el potencial competitivo de los individuos y evitar una confrontación directa y costosa. En cambio, si las demostraciones agresivas tienen la función de estimular el conflicto directo entre los machos, éstas deberían dirigirse a las hembras del macho que está siendo retado (Kitchen et al., 2009). En conclusión, los niveles elevados de pastoreo que reciben las hembras abducidas podrían estar causados por el conflicto intersexual (hipótesis del condicionamiento) o por la competencia intrasexual de una manera colateral (hipótesis de la agresión redirigida) o directa (hipótesis de competencia entre los machos). Por tanto, la pregunta que se plantea es: ¿cuál de los tres mecanismos tiene mayor influencia en el proceso de transferencia?

La principal diferencia entre las tres hipótesis estriba en la identidad de las hembras hacia las que van dirigidas las agresiones. Ya hemos comentado que la hipótesis del condicionamiento contempla que la agresión debe estar dirigida exclusivamente hacia las hembras que han sido abducidas, es decir, aquellas hembras que están siendo condicionadas por el macho abductor. En las otras dos hipótesis no se puede establecer una predicción clara sobre la dirección de la agresión de los machos competidores, por lo que, en general, se espera encontrar una relación positiva entre el grado de proximidad de la hembra al macho y la agresión recibida por ésta (Kitchen et al., 2009). En otras palabras, se espera que los machos redirijan la agresión o realicen sus demostraciones agresivas sobre aquellas hembras de sus unidades más próximas a él en el momento del conflicto. De esta manera, los resultados obtenidos sólo podrían ser explicados por estas dos hipótesis si existiese una relación entre la proximidad de la hembra y la agresión recibida por ésta o, en otras palabras, si las hembras abducidas resultasen ser las que mantuvieran una mayor proximidad espacial con el macho abductor. A este respecto, sólo se encontró una correlación positiva próxima a la significatividad entre la proximidad espacial y la frecuencia de pastoreo en el periodo anterior a las abducciones que, de cualquier forma, desapareció después de que éstas se produjesen (véase apéndice). Este

hecho apoya la idea de que los machos, después de las abducciones, dirigen de manera específica el pastoreo sobre las hembras recién incorporadas y no sobre aquéllas que se encuentran más próximas. Además, la escasa documentación que existe sobre lo que sucede cuando una hembra es recuperada por su anterior líder al ser abducida brevemente por otro macho indica que, a pesar de que los dos machos rivales puedan enfrentarse, la hembra no es pastoreada intensamente por el antiguo propietario con el que ya tiene establecida una relación y sí que lo es por el macho que la ha abducido en su unidad (Pines y Swedell, 2011), evidenciando que el pastoreo en este contexto no es simplemente un efecto colateral de la competencia entre los machos ya que el vínculo existente entre el macho y la hembra influye en el uso de la agresión hacia ésta. Sin embargo, si, como hemos apuntado anteriormente, las demostraciones agresivas tienen la función de incitar una confrontación directa entre los machos, éstas podrían ir dirigidas a la hembra que está siendo abducida y producir un patrón similar al encontrado. No obstante, en nuestro estudio las transferencias de hembras se produjeron en ausencia de su macho propietario, por lo que las demostraciones agresivas no tendrían en ningún caso esta función. Por estas razones, la hipótesis que mayor apoyo recibe es la del condicionamiento, en cuyo caso y a falta de evaluar sus consecuencias sobre la eficacia biológica de las hembras, el pastoreo dirigido por los machos hacia las hembras transferidas durante y después de los procesos de abducción estaría relacionado con el uso de una estrategia coercitiva de los machos ante una situación de conflicto sexual por el apareamiento. Sin embargo, somos conscientes de que la naturaleza de los datos de nuestro estudio hace difícil separar claramente los tres procesos que potencialmente pueden estar implicados y, consecuentemente, la conclusión anterior debe ser valorada con cautela. De hecho, la agresión en primates puede cumplir diversas funciones que en ocasiones se manifiestan en el mismo contexto y de forma simultánea (Muller et al., 2009b; Smuts y Smuts, 1993), de manera que, aunque la función principal de la agresión en los procesos de abducción sea la coercitiva, como postulamos, es probable que parte de la agresión se produzca como consecuencia de los otros dos mecanismos descritos.

La hipótesis del espulgamiento como apaciguamiento del agresor establece que las hembras abducidas emplean este comportamiento afiliativo para calmar al nuevo macho y acelerar el proceso de formación del vínculo (Swedell y Schreier, 2009). El espulgamiento es un comportamiento que posee múltiples funciones sociales y que puede ser usado en situaciones relajadas para mantener las relaciones amistosas entre los

individuos de un grupo social o para ser intercambiado con otros individuos por sí mismo o por otros servicios como la ayuda agonística, la tolerancia o el sexo (Colmenares, 1997; Dunbar, 2010; Gumert, 2007; Henzi y Barrett, 1999; Leinfelder et al., 2001; Schino, 2007). Pero este comportamiento también se presenta en situaciones de ansiedad ya que permite reducir el estrés tanto del individuo espulgado como del que espulga (e.g. Aureli et al., 1999; Shutt et al., 2007), por ello se emplea en diversas estrategias post-conflicto como la reconciliación, el consuelo, la afiliación triádica o el apaciguamiento (Colmenares y Lázaro-Perea, 1994; de Waal y van Roosmalen, 1979). En los procesos de transferencia esperaríamos, de ser cierta la hipótesis, que las hembras abducidas espulgasen más que las residentes al ser las que más agresión reciben y que existiese una relación entre la frecuencia de pastoreo que una hembra recibe y el espulgamiento que dirige al macho agresor. Como ya hemos comentado, la primera predicción se cumple ya que las hembras abducidas muestran niveles de espulgamiento más elevados respecto a las residentes después del proceso de transferencia, y más aún, sus niveles se encuentran incrementados respecto a los que presentaron antes de las abducciones. En otras palabras, el proceso de transferencia afectó únicamente a la cantidad de espulgamiento que dirigieron las hembras abducidas. Los resultados en relación a la segunda predicción no son tan contundentes. Encontramos una correlación positiva entre el pastoreo recibido y el espulgamiento dirigido por las hembras después de que se produjesen los procesos de abducción en la colonia. Sin embargo, cuando se restringe el análisis a las hembras transferidas no se encuentra correlación, aunque hay que señalar que la muestra en este caso se ve reducida a 5 individuos. Además, esta correlación no es significativa en el periodo anterior a las transferencias. En conjunto, los resultados sobre la cantidad de espulgamiento que las hembras dirigen a los machos indican que existe un efecto claro de la abducción sobre el patrón que exhibieron las hembras que fueron abducidas ya que éstas incrementaron su esfuerzo de espulgamiento sobre los machos de las unidades a las que fueron incorporadas. Además, ese espulgamiento está relacionado, de manera general, con los niveles de agresión recibidos, apoyando la idea de que se trata de una respuesta comportamental de las hembras para apaciguar al macho al tiempo que rebaja su propio nivel de estrés. Con independencia del origen de la agresión hacia las hembras, el apaciguamiento del macho podría acortar la duración de los episodios de agresión y reducir las consecuencias de éstos sobre las hembras, sin embargo, sólo en el caso de que la agresión del macho esté mayoritariamente vinculada con la coerción sexual, este

apaciguamiento podría disminuir la probabilidad de agresiones futuras. En este caso, las hembras estarían empleando el espulgamiento para acelerar la formación del vínculo y evitar que los niveles de agresión incrementados se prolongasen en el tiempo. A este respecto, el espulgamiento que las hembras abducidas realizan sobre los agresores podría ser considerado una estrategia paliativa (Lessells, 2006), ya que reduce los costes del comportamiento manipulativo, al reducir su permanencia en el tiempo, sin modificar el resultado del conflicto.

Por último, cada vez existe una mayor consideración y evidencia de que en ciertas circunstancias las hembras pueden competir intensamente no sólo por el acceso a los recursos tróficos, sino por el acceso a los machos y a los servicios que proporcionan (e.g. protección o esperma) (Cheney et al., 2012; Dunbar y Sharman, 1983; Huchard y Cowlshaw, 2011; Small, 1988; Stockley y Bro-Jørgensen, 2011; Zinner et al., 1994). Cuando son las hembras el sexo que se dispersa de su grupo natal, la incorporación en los nuevos grupos puede estar asociada con un aumento en la intensidad de la competición entre las hembras por los recursos tróficos y sociales (e.g. Kahlenberg et al., 2008b; Stockley y Bro-Jørgensen, 2011; Watts, 1991). En el caso particular de los babuinos hamadriades, la incorporación se produce en un grupo en el que sólo existe un macho reproductor que, a pesar de ser el máximo agresor de las hembras, es también su más importante protector contra la agresión y el hostigamiento de otros individuos (Abegglen, 1984; Colmenares et al., 2002; Kummer, 1968; Swedell y Schreier, 2009). Además, en las especies poligínicas, el esperma de los machos puede constituir un recurso limitado y constreñir la probabilidad de concepción de las hembras si éstas muestran cierta sincronía en sus estados reproductores o si el tamaño del harén es muy elevado (Small, 1988; Zinner et al., 1994). Por todas estas razones, los machos propietarios de OMUs representan un recurso limitado y valioso para las hembras lo que podría ocasionar una competencia entre ellas por el acceso a los servicios que ofrece. Nuestro estudio aporta una evidencia parcial del efecto de esta competencia entre las hembras, ya que, aunque con anterioridad al proceso de abducción que se produjo en la colonia no se encontró una relación clara entre el tamaño de la OMU (considerado un indicador de la intensidad de la competencia entre las hembras) y la cantidad de espulgamiento que las hembras dirigieron a sus machos, esta relación aparece después del proceso de abducción, pero únicamente entre las hembras residentes. Por lo tanto, parece que el proceso de transferencia originado por la retirada del macho herido exacerbó la competencia dentro

de las OMUs, incluso en aquéllas que no recibieron hembras, de manera que en las unidades de mayor tamaño, las hembras residentes vieron limitado su acceso al espulgamiento del macho. Sin embargo, las hembras abducidas escaparon a este efecto de la competencia, ya que no sólo espulgaron más que las residentes, sino que sus niveles de espulgamiento fueron independientes del tamaño de la unidad a la que fueron abducidas, por lo que, aparentemente, el entorno social no tiene una influencia clara sobre el proceso de formación del vínculo entre el macho propietario y la hembra transferida a la unidad. Esto podría ser debido a que los machos líderes de unidad en los babuinos hamadriades, al igual que en otras especies poligínicas, intervienen en los conflictos entre las hembras (Watts et al., 2000; Zaragoza y Colmenares, 2005). En gorilas de montaña se ha documentado que la mayoría de esas intervenciones son neutrales, pero cuando los machos apoyan a alguna de las partes, y no existen hembras emparentadas, apoyan preferentemente a las inmigrantes evitando su deserción del harén (Watts, 1991; Watts, 1997). En el caso de los babuinos podría estar pasando algo parecido, los machos podrían intervenir en favor de las hembras abducidas para facilitar su condicionamiento y establecimiento en la nueva unidad permitiendo que sus niveles de espulgamiento no se viesen determinados por el tamaño de ésta.

3. Transferencia de hembras entre unidades sociales: ¿un caso de coerción sexual o de elección de pareja?

La hipótesis del condicionamiento trasciende las consecuencias proximales que repercuten sobre la formación del vínculo entre un macho líder de una OMU y la hembra que ha sido incorporada a su unidad. El empleo por parte de los machos de la agresión para condicionar a la hembra a abandonar su anterior unidad y seguir al macho agresor e incorporarse a su unidad supone un claro ejemplo de “secuestro” funcional, uno de los tipos descritos de coerción sexual indirecta (Muller et al., 2009b), por lo que la hipótesis podría ser renombrada como *hipótesis del secuestro*. Sin embargo, para que una agresión pueda ser calificada como coerción debe ser costosa para la hembra (Smuts y Smuts, 1993). Recordando lo señalado en la introducción, los rasgos fenotípicos masculinos que sesgan los apareamientos pueden clasificarse en función de la dirección de las presiones de selección subyacentes en rasgos atractivos, cuando éstos producen un beneficio directo o indirecto sobre la eficacia biológica de las hembras, y en rasgos coercitivos, cuando éstos acarrear un coste para las hembras (Arnqvist y Rowe, 2005b). Es necesario, por

tanto, una correcta evaluación de los costes, o beneficios, que tiene el pastoreo asociado a una situación de transferencia para dilucidar correctamente qué mecanismo de la selección sexual está actuando; la elección de pareja o la coerción sexual. A pesar de que el pastoreo en los babuinos hamadriades ha sido calificado como coerción tanto en el contexto de la transferencia de las hembras como también en otros contextos (e.g. Colmenares et al., 2002; Swedell y Schreier, 2009), la repercusión sobre la eficacia biológica de las hembras no ha sido estudiada. En el capítulo 3 de este trabajo nos propusimos responder a esta carencia empleando un registro longitudinal de la colonia de babuinos del Zoológico de Madrid que comprende 15,8 años de estudio. Teniendo en cuenta la relación que existe entre las transferencias de hembras y el incremento en las tasas de pastoreo (Kummer, 1968; Swedell y Schreier, 2009; véase el capítulo 2 de este estudio) investigamos el posible efecto que los cambios de OMU tiene sobre la duración del intervalo entre nacimientos de las distintas hembras de la colonia centrándonos después en el tiempo de concepción como medio de evaluar la hipótesis del secuestro. Es decir, comprobamos de manera indirecta los posibles costes para la eficacia biológica que tiene el pastoreo asociado a los eventos de transferencia.

Los resultados muestran que el principal determinante de la duración de los intervalos entre nacimientos de las hembras es la supervivencia de la cría. Las hembras cuyas crías murieron durante la fase de lactancia adelantaron en promedio 6 meses el siguiente nacimiento en relación a las hembras cuyas crías sobrevivieron a dicha fase. La ausencia del estímulo de succión en el pezón, por destete o por muerte de la cría, hace disminuir la secreción de prolactina en el hipotálamo, por lo que los niveles de hormona liberadora de gonadotropinas aumentan progresivamente y, con ellos, los de la hormona luteinizante y los de la hormona estimuladora del folículo hasta alcanzar los niveles a partir de los cuales los ciclos ováricos se reinician (Guyton y Hall, 2006). En el caso de la muerte de la cría, esto provoca que el periodo de amenorrea postparto se vea reducido y, con ello, el intervalo entre nacimientos. Además de este resultado que ha sido documentado en otros estudios (e.g. Altmann et al., 1977; Cheney et al., 2004; Fedigan et al., 2008), el otro factor que determina la duración del intervalo entre nacimientos es el hecho de haber sufrido una transferencia de unidad social durante éste. De esta manera, las hembras que fueron abducidas presentaron, independientemente de la supervivencia de la cría, intervalos entre nacimientos que fueron en promedio 3,8 meses más largos que los presentados por hembras residentes en OMUs cuya composición no cambió durante el

intervalo entre nacimientos y 3,6 meses mayores que los presentados por las hembras pertenecientes a unidades que recibieron una o más hembras durante dicho periodo. Los intervalos entre nacimientos de estas dos últimas categorías no difirieron de manera significativa. En relación al tiempo de concepción, su duración no se ve afectada por la supervivencia de la cría, corroborando el argumento que señala que dicho factor determina la duración de la amenorrea postparto pero no influye sobre el tiempo de concepción. En este caso, el principal determinante de su duración es el estatus de la hembra con un efecto similar al que posee en el caso de los intervalos entre nacimientos. Es decir, las hembras que fueron transferidas tardaron en promedio 3,3 meses más en concebir que aquéllas que permanecieron en OMUs inalteradas durante el intervalo entre nacimientos y 2,8 meses más que aquéllas pertenecientes a unidades que recibieron una o más hembras durante dicho periodo. Sin embargo, entre estas dos últimas categorías no se encontraron diferencias significativas. Las diferencias en el tiempo de concepción fueron evaluadas para la edad promedio de las hembras de la población puesto que este factor tiene un impacto negativo sobre dichos tiempos de concepción. En resumen, los resultados muestran claramente que las hembras que son transferidas entre unidades sociales sufren un coste puntual que se manifiesta en un incremento en el tiempo de concepción y, por tanto, en la duración del intervalo entre nacimientos durante el cual ha tenido lugar la transferencia.

Los resultados discutidos en el punto anterior indican que las hembras que fueron transferidas a otras unidades, debido a la retirada de su macho de la colonia, sufrieron niveles incrementados de pastoreo mientras que los niveles del resto de hembras no cambiaron durante el estudio. Este patrón no parece ser peculiar de la colonia de estudio, ni estar provocado por las condiciones de cautividad, ya que ha sido observado en otras poblaciones y en libertad (Kummer, 1968; Swedell y Schreier, 2009). Aunque, basándonos en esta evidencia, hemos asumido *a priori* que los posibles costes de las transferencias, de producirse, serían causados por esta agresión incrementada, somos conscientes de que, a falta de una evidencia directa que relacione los costes sufridos con los niveles de agresión, otros factores podrían estar determinando la duración de los intervalos entre nacimientos. Las transferencias en los babuinos hamadriades son procesos complejos en los que, generalmente, los machos que se enfrentan por la posesión de una o varias hembras intercambian agresiones (Kummer, 1968; Swedell, 2006). Además, el macho que trata de abducir a la hembra debe controlar sus

movimientos, manteniéndola en su proximidad, para lo cual emplean principalmente el pastoreo (Swedell y Schreier, 2009; véase capítulo 2) y todo ello se desarrolla en un entorno social en el que los intereses de las hembras residentes pueden chocar con los de la hembra recién incorporada a la unidad (Zinner et al., 1994; véase capítulo 2). Por tanto, son fenómenos en los que potencialmente pueden estar presentes los tres mecanismos de la selección sexual, es decir, la competencia intrasexual, en este caso tanto la competencia entre los machos como entre las hembras, la elección de pareja por parte de la hembra y el conflicto intersexual.

La competencia entre las hembras representaría un factor no vinculado con la agresión por parte del macho que podría causar el incremento de la duración de los intervalos entre nacimientos detectado en nuestro estudio ya que la probabilidad de concepción en babuinos hamadriades puede estar influida por la competencia entre las hembras por el acceso al macho (Nitsch et al., 2011; Zinner et al., 1994). No obstante, en nuestro estudio no hemos encontrado que ésta juegue un papel importante en la determinación del tiempo de concepción ni, por tanto, en la duración del intervalo entre nacimientos. En primer lugar, el tamaño de la unidad (i.e. el número de hembras adultas que forman parte de la OMU), que puede considerarse una estimación del nivel de competencia dentro de la OMU, no tiene efecto sobre la duración del intervalo entre nacimientos ni sobre el tiempo de concepción con independencia del estatus de la hembra. A su vez, los resultados obtenidos del análisis de los patrones comportamentales observados durante el establecimiento del vínculo entre una hembra abducida y el macho abductor (véase capítulo 2) indican que en el periodo anterior a las transferencias las hembras no vieron limitado el acceso a su macho, al menos en relación al espulgamiento, en OMUs grandes en comparación con otras más pequeñas. No obstante, después de las transferencias, las hembras residentes sí que vieron limitado su acceso al macho en función del tamaño de la unidad. Como ya se ha apuntado, esto sugiere que la competencia por el acceso al macho podría verse exacerbada entre las hembras residentes y la abducida después de un proceso de transferencia y manifestarse sólo entonces. Sin embargo, en este caso se esperaría que los costes sufridos por las hembras transferidas estuviesen relacionados con la intensidad de la competencia en sus nuevas unidades y que las hembras residentes en ellas también acusasen los costes de la competencia exacerbada después de la incorporación de la nueva hembra. Pero en nuestro estudio no se ha encontrado evidencia de que se produzcan ninguna de las dos circunstancias descritas.

Por último, la competencia entre las hembras residentes y la hembra abducida podría ser altamente asimétrica y afectar únicamente a esta última, sin embargo, los machos líderes de unidad en los babuinos hamadriades, al igual que en otras especies poligínicas de primates (e.g. gorilas), intervienen en los conflictos entre las hembras evitando su escalada y favoreciendo la cohesión de la unidad (Watts, 1997; Watts et al., 2000; Zaragoza y Colmenares, 2005). De hecho, sólo las hembras residentes ven limitado su acceso al macho en función del tamaño de la OMU después de una transferencia, no así las hembras abducidas, lo que podría estar reflejando la intervención del macho.

La conducta de pastoreo, por su parte, incluye un conjunto de comportamientos agonísticos que van desde amenazas o cargas sin contacto, hasta agresiones con contacto que pueden resultar violentas y causar heridas a las hembras (Kummer, 1968; Swedell y Schreier, 2009). A su vez, estas agresiones suelen organizarse en secuencias que se repiten dando lugar a episodios que se prolongan en el tiempo y que generan estrés, junto a los posibles daños físicos, en las hembras (Kummer, 1968; observación personal; Swedell, 2006). Además de ser una conducta susceptible de afectar al éxito reproductivo de las hembras, el patrón comportamental del pastoreo durante las transferencias y los costes asociados a éstas son totalmente coincidentes, es decir, aquellas hembras que sufren niveles incrementados de pastoreo después de una transferencia están incluidas en la misma categoría demográfica que las hembras que sufren un retraso en el tiempo de concepción durante dicho proceso. En conclusión, a pesar de que la competencia entre las hembras es un mecanismo que puede aparecer durante las transferencias, en este estudio no hemos detectado que tenga efecto sobre la duración de los intervalos entre nacimientos, por lo que parece más probable que la agresión recibida por las hembras durante los procesos de transferencia sea el principal determinante de los costes asociados a este evento.

No obstante, a pesar de asumir que el principal determinante de los costes sufridos por las hembras transferidas es la agresión del macho, el origen de ésta podría ser no coercitivo y derivar de los otros dos mecanismos mencionados anteriormente: la elección de pareja y la competencia entre los machos. Hasta donde conocemos no existe ningún estudio que evalúe las consecuencias a largo plazo de las transferencias. Sin embargo, las hembras de primates, y en general las de muchas especies, no suelen obtener los mismos beneficios asociándose con un macho que con otro debido a que éstos varían en las

características de los servicios que presta (Manson, 2007). En babuinos hamadriades, el macho líder de la OMU ofrece protección contra el hostigamiento y las agresiones de otros individuos, y también protege a las crías de las hembras frente al infanticidio (Colmenares, 1992; Kummer, 1968, 1995; Swedell, 2006). A su vez, un macho dominante puede ofrecer a las hembras de su unidad acceso a recursos tróficos más cuantiosos o de mayor calidad (Colmenares et al., 2006), factores de vital importancia para la fecundidad y éxito reproductivo de éstas (Beehner et al., 2006; Brockman y van Schaik, 2005a). Por lo tanto, un cambio de unidad reproductora tiene consecuencias negativas sobre el intervalo entre nacimientos de la hembra a corto plazo y podría tener consecuencias a largo plazo, no necesariamente negativas, sobre los otros dos componentes del éxito reproductivo global de la hembra (Brown, 1988), es decir, la supervivencia de la cría y la duración de la vida reproductiva, además de tenerlo sobre la fertilidad futura.

En el caso de que el éxito de una transferencia esté determinado por la asimetría de poder entre el macho que reta y el que es retado, a favor del primero, entonces, la hembra transferida se beneficiaría con el nuevo macho de una protección más efectiva y de un acceso a una mayor cantidad de recursos o de mayor calidad. Estos beneficios obtenidos podrían ser mayores que los costes generados durante la transferencia haciendo que el efecto a largo plazo del cambio de OMU tenga un impacto positivo sobre el éxito reproductivo global de las hembras. En este caso, la agresión que recibe la hembra durante la transferencia podría representar un rasgo atractivo para ella al ser un indicador del potencial agonístico o de acaparamiento de recursos (el RHP en sus siglas en inglés) del macho. Las hembras, por tanto, se resistirían al cambio para evaluar el potencial competitivo de los machos que sería un indicador de los beneficios directos e indirectos que ofrecen éstos en un proceso similar al que ha sido sugerido en orangutanes en los que las hembras pierden interés por los machos que son poco agresivos durante las cópulas (Knott, 2009). Así mismo, en gorilas, otra especie en la que generalmente se forman grupos con un solo macho reproductor (Harcourt y Stewart, 2007), los machos “espalda plateada” dirigen exhibiciones agresivas hacia las hembras de su grupo, usualmente sin contacto, cuya función podría estar más relacionada con la elección de pareja por parte de la hembra que con el control coercitivo de ésta (Robbins, 2009). Sin embargo, esto significaría que las hembras de babuino hamadriade deberían disponer de cierto margen para expresar sus preferencias de pareja. Por otro lado, la agresión recibida por la hembra

durante la transferencia podría constituir un efecto colateral de la competición entre los machos. En esencia, se trataría de un proceso de elección indirecta de la hembra (Wiley y Poston, 1996), en el que a pesar de los efectos negativos colaterales inmediatos de la competición entre los machos, éstas saldrían beneficiadas a largo plazo al cambiar a una OMU con un macho de mayor calidad. Por último, y aunque parezca contradictorio, la agresión recibida por la hembra transferida podría estar originada por un genuino conflicto de intereses, aun cuando la transferencia tuviese un efecto positivo para el éxito reproductivo global de la hembra. Lo que determina la existencia de un conflicto intersexual es la divergencia en los intereses reproductivos del macho y de la hembra (Parker, 2006). Por tanto, aunque el cambio proporcione beneficios a largo plazo, si suprime o limita la elección de pareja de la hembra, habrá un conflicto de intereses sobre la identidad del macho abductor. No hay que olvidar que el sistema social del babuino hamadriade es multinivel, lo que potencialmente permite que las hembras evalúen la calidad de los machos pertenecientes a su banda. En este caso, la hembra sufriría un coste derivado de no aparearse con el individuo preferido, que maximizaría su éxito reproductivo global (carga del conflicto), y otro derivado de la agresión que emplea el nuevo macho para vincularla con su unidad reproductiva (daño).

En el caso de que la transferencia no estuviera asociada con un beneficio a largo plazo, los costes que hemos documentado a corto plazo podrían ser una consecuencia colateral de la competencia entre los machos por redirección de la agresión o por demostraciones agresivas (véase punto 2 de esta sección) o constituir un caso de coerción sexual. Como ya ha sido discutido en el punto anterior de este capítulo, parece poco probable que la agresión recibida por las hembras transferidas sea un efecto colateral. Primero, la agresión recibida por las hembras, tanto la abducida como las residentes, debería estar relacionada con su proximidad espacial al macho, y no encontramos evidencia de que esto ocurriera así (véase apéndice). Segundo, las hembras residentes en OMUs cuyo macho se encuentra involucrado directamente en la lucha por la adquisición de una hembra deberían manifestar algún coste en la duración de sus intervalos entre nacimientos derivado de la agresión colateral generada en ese contexto y, como ya se ha explicado, eso tampoco ocurre. Por último, el vínculo existente entre un macho y la hembra influye en el uso que éste hace de la agresión cuando la abduce (Pines y Swedell, 2011).

Para poder discernir entre el origen atractivo o coercitivo de la agresión sería importante evaluar las consecuencias de las transferencias para el éxito reproductivo global de las hembras, ya que si finalmente se comprobara que su impacto es negativo, la agresión podría descartarse como un rasgo atractivo. Pero por encima de esta cuestión, sería importante mostrar la capacidad o incapacidad de la hembra para expresar sus preferencias a la hora de elegir pareja reproductora, ya que de estar limitada o anulada, la agresión podría representar un rasgo coercitivo independientemente de las consecuencias de la transferencia a largo plazo, puesto que la agresión involucrada en este proceso funcionaría constriñendo la elección de pareja por parte de la hembra y sería costosa para ella al aumentar la duración su intervalo entre nacimientos. A este respecto, entre los sistemas sociales de primates, posiblemente en el que mayor importancia tenga el control del macho en su configuración sea en el del babuino hamadriade (Setchell y Kappeler, 2003; Smuts y Smuts, 1993; Swedell y Schreier, 2009). Se considera que el pastoreo es la principal fuerza cohesiva en las OMUs, ya que limita los movimientos de las hembras y sus interacciones con otros individuos ajenos a su unidad (Kummer, 1990). Por estas razones el pastoreo puede ser visto como un comportamiento que de manera efectiva constriñe la promiscuidad de la hembra y aumenta el éxito reproductivo del macho que lo ejerce (Swedell y Saunders, 2006). Sin embargo, se ha comprobado experimentalmente que las preferencias de la hembra por su actual macho influyen en la disposición de un segundo macho a la hora de retar al primero (Bachmann y Kummer, 1980). Las hembras, por tanto, podrían tener cierta capacidad de instigar la competición entre un macho preferido y el actual y de esta manera ejercer cierta elección de pareja. Aunque se han descrito transferencias en las que las hembras aparentemente cambian de macho de forma voluntaria y en las que no reciben agresión por parte del nuevo macho (Swedell, 2006), lo que podría indicar una ausencia de conflicto entre los individuos, no existe una evidencia directa de la presencia del mecanismo de elección de pareja.

En conclusión, en este trabajo mostramos que las transferencias son costosas para las hembras ya que incrementan el tiempo de concepción durante el intervalo entre nacimientos en el que se produce el cambio de unidad reproductora y argumentamos que muy probablemente la agresión recibida de los machos juegue un papel principal en la aparición de dichos costes. A pesar de que este hallazgo constituye una pieza importante en la comprensión de las estrategias reproductivas de los machos y hembras y es coherente con la hipótesis del secuestro, hemos mostrado que todavía quedan varias preguntas que

deben ser respondidas antes de poder afirmar concluyentemente que la transferencia de hembras entre unidades sociales en el babuino hamadríade constituye un caso de secuestro (Müller & Wrangham, 2009) y pone de relieve la necesidad de valorar correctamente las consecuencias de los supuestos comportamientos coercitivos no sólo de manera inmediata, sino también del impacto que éstos tienen sobre el éxito reproductivo global de las hembras, sobre todo, en especies con trayectorias vitales largas pero en las que la producción de crías es escasa y, consecuentemente, la supervivencia de éstas es un componente importante en la eficacia biológica de los individuos.

4. Sincronía reproductiva en los babuinos hamadríades

4.1 Sincronía ovárica

Una de las posibles consecuencias del conflicto sexual que la presencia de la coerción facilita es la aparición de un proceso de coevolución sexual antagonista entre los rasgos manipulativos y de resistencia a la manipulación (Chapman et al., 2003; Lessells, 2006; Parker, 1979). En primates, se piensa que el empleo del infanticidio por parte de los machos como estrategia adaptativa para acelerar la fertilización de la hembra y aumentar así el éxito reproductivo del individuo infanticida (Hrdy, 1979) ha puesto en marcha un proceso de coevolución sexual antagonista en el que las hembras, generalmente mediante la confusión de la paternidad por medio de los apareamientos poliándricos que pueden estar además sesgados hacia el macho dominante, combinando la confusión con cierta concentración de la paternidad, disminuyen el riesgo de infanticidio, lo que, a su vez, facilita la aparición de rasgos coercitivos en los machos que limitan la promiscuidad en las hembras (Clarke et al., 2009).

Una de las contra-estrategias que se piensa que pueden emplear las hembras para disminuir la manipulación coercitiva y el riesgo de infanticidio es el ajuste facultativo de la duración de los ciclos ováricos con el objeto de sincronizarlos (Nunn, 1999b; Ridley, 1986; van Schaik et al., 1999). La sincronía en los ciclos ováricos, caracterizada por la tendencia de las hembras a coincidir en el tiempo en sus fases fértiles del ciclo estral (Ims, 1990), produce un descenso en la ratio sexual operacional. Esta circunstancia disminuye la capacidad de los machos para monopolizar a las hembras permitiendo los apareamientos poliándricos, la confusión de la paternidad y la elección de pareja por parte de la hembra (Bissonnette et al., 2011; Boesch et al., 2006; Nunn, 1999b; Ostner et al.,

2008; Ridley, 1986). Sin embargo, una ratio sexual operacional baja también provoca un aumento de la competición entre las hembras por el acceso a los machos que podría limitar la elección de pareja, la opción de confundir la paternidad mediante apareamientos poliándricos y disminuir la probabilidad de concepción (Dunbar y Sharman, 1983; Kvarnemo y Ahnesjö, 1996; Pereira, 1991; Schank, 2004; Zinner et al., 1994). Por lo tanto, la aparición de esta estrategia dependerá del balance entre los beneficios obtenidos por reducir el conflicto sexual y los costes originados por la competencia entre las hembras.

El papel de la coerción en el sistema social de los babuinos hamadriades parece ser importante tal y como hemos argumentado en los dos puntos anteriores de esta sección. Por lo que las hembras podrían haber adquirido estrategias que mitigasen el daño (estrategias paliativas) o que rebajasen la carga del conflicto y el daño (estrategias de resistencia a la manipulación). Una posible estrategia paliativa que ya hemos discutido en el punto 2 de este capítulo es el uso del espulgamiento que las hembras transferidas dirigen a los nuevos machos con una función apaciguadora, rebajando los niveles de pastoreo y facilitando la formación del vínculo. Por otro lado, en dos poblaciones de babuinos hamadriades se ha descrito una tendencia a la sincronización de los ciclos ováricos entre las hembras de una misma OMU (Kummer, 1968; Schwibbe et al., 1992). Esta tendencia podría debilitar el control coercitivo del macho sobre las hembras permitiendo cópulas con machos diferentes al de su unidad (Kummer, 1995; Smith et al., 1999; Zinner et al., 1994; Zinner et al., 2006). A su vez, al coincidir varias hembras en fase de hinchazón, durante la cual los machos pastorean con mayor intensidad a las hembras (Anaya-Huertas y Colmenares, 2002; Swedell y Schreier, 2009), los niveles de pastoreo recibidos por cada una de ellas podrían ser menores debido a las limitaciones en el presupuesto temporal del macho. Esto rebajaría el daño del conflicto, porque, como se ha visto en el capítulo 3, el pastoreo es costoso para las hembras, al menos en el contexto de la transferencia, aunque de no reducir el control coercitivo del macho, aquél no dejaría de ser una estrategia paliativa. Sin embargo, en otras dos poblaciones no se ha encontrado que las hembras ajusten facultativamente sus fases fértiles dentro de la misma OMU (Swedell, 2006; Tobler et al., 2010). Debido a esta heterogeneidad en los resultados y al posible efecto de las condiciones demográficas, especialmente al número de hembras fértiles, que puede determinar el balance entre costes y beneficios de la sincronización, nos propusimos investigar los patrones de sincronía o *asincronía* (i.e. evitación del

solapamiento de la fase de hinchazón) en la colonia de babuinos del Zoológico de Madrid teniendo en cuenta esta variable y contando con una muestra que nos permitiera evaluar su efecto.

En primer lugar, si nos centramos en las unidades reproductoras observamos que de las 23 OMUs que fueron analizadas en función del número de hembras simultáneamente en fase de ciclos ováricos, en 14 de ellas el patrón esperado por azar es el que caracteriza a la unidad durante todo su tiempo de existencia, y sólo en 3 de ellas el patrón que caracteriza a la unidad durante todo su tiempo de existencia es diferente al esperado por azar, en un caso se trata de un patrón sincrónico y en los otros dos de patrones asincrónicos. En las 6 OMUs restantes se dan resultados heterogéneos, siendo en 3 de ellas el patrón mayoritario el esperado por azar y en las otras 3 mezclas equitativas de los patrones esperados por azar, patrones sincrónicos y/o patrones asincrónicos. Por otro lado, si nos centramos en los resultados relativos al número de hembras simultáneamente en fase de ciclos ováricos, observamos que el patrón mayoritario en cada uno de los niveles es el esperado por azar. El patrón sincrónico lo encontramos en situaciones en las que hay 2 y 3 hembras simultáneamente en fase de ciclos ováricos y el patrón asincrónico en situaciones en las que hay 2, 3 y 4 hembras simultáneamente en fase de ciclos ováricos. En resumen, no encontramos apoyo para la hipótesis planteada ya que las hembras no parecen ajustar facultativamente la duración de sus ciclos en respuesta a las condiciones demográficas, reduciendo el solapamiento de las fases de hinchazón para evitar la competencia en harenes grandes y sincronizando dichas fases para reducir la coerción en harenes pequeños. Por otra parte, tampoco parecen estar ajustando facultativamente la duración de los ciclos en respuesta al control coercitivo del macho con independencia del tamaño de la unidad, ya que de hacerlo el patrón sincrónico debería ser el mayoritario para cualquier número de hembras simultáneamente en fase de ciclos ováricos; y tampoco parece que los estén ajustando en respuesta únicamente a la competencia entre las hembras, en este caso sería el patrón asincrónico el mayoritario con independencia de la situación demográfica.

A partir del estudio pionero de McClintock (1971), que detectó el fenómeno de la sincronía en las fases de los ciclos ováricos en humanos, se ha generado una extensa literatura tanto en humanos como en otros mamíferos, que muestra resultados diversos y heterogéneos no sólo entre especies, sino para una misma especie, evidenciando que la

sincronía no es un fenómeno fácilmente detectable entre primates y mamíferos en general (Schank, 2001a). A su vez, muchos de los estudios han recibido críticas por el empleo de una metodología inadecuada que sesga los resultados hacia la detección de patrones sincrónicos (Arden y Dye, 1998; Schank, 1997, 2001a, 2001b; Strassmann, 1997, 1999; Wilson, 1992). Uno de los puntos que se destacan en la revisión crítica de estos estudios es que los ciclos ováricos presentan variabilidad interindividual e intraindividual impidiendo la sincronización desde un punto de vista matemático (Schank, 2001a), ya que ésta exige que los ritmos sean de la misma duración o múltiplos unos de otros (Winfree, 2001). Obviamente, los estudios sobre sincronía ovárica no tratan de determinar la ocurrencia de una sincronía matemática o real entre las hembras, sino, más bien, tratan de determinar si las fases de varios ciclos se encuentran estadísticamente asociadas a lo largo del tiempo en un proceso denominado cuasi-sincronía (Schank, 2001a). Sin embargo, las técnicas válidas para el análisis de la sincronía real producen sesgos cuando se aplican al análisis de la cuasi-sincronía (Schank, 2001a). Consecuentemente, se han desarrollado otras técnicas alternativas, entre las que se encuentran los procedimientos de aleatorización, para evitar los sesgos criticados en anteriores estudios (e.g. Fürtbauer et al., 2011; Matsumoto-Oda et al., 2007; Tobler et al., 2010; Weissenböck et al., 2009; Yang y Schank, 2006). Por otro lado, la variabilidad en la duración de los ciclos ováricos tiene como resultado que las fases fértiles de varias hembras se solapan en ciertos momentos mientras que en otros se distancian entre sí creando la percepción de sincronía y asincronía, respectivamente (Clarke et al., 2012; Tobler et al., 2010; Yang y Schank, 2006). Es decir, la propia dinámica poblacional ocasiona un patrón oscilatorio entre estados de *pseudo-sincronía* y *pseudo-asincronía* que no se corresponde con un ajuste facultativo del ciclo ovárico en respuesta a las condiciones demográficas (Clarke et al., 2012). Con anterioridad, McClintock (1998) ya había postulado que la sincronía ovárica podría aparecer como subproducto de una regulación ovárica modulada por feromonas seleccionada en otros contextos, por lo que tampoco debería contemplarse con una contra-estrategia de la hembra en respuesta a la coerción del macho.

En este trabajo se empleó una aproximación metodológica diferente a la basada en los procedimientos de aleatorización al no disponer de registros diarios de la condición reproductiva de las hembras de la colonia. Esta aproximación permite la detección de patrones diferentes al esperado por azar, y que pueden ser atribuibles a la ocurrencia de sincronía o asincronía entre las hembras pertenecientes a una misma unidad, cuando la

condición reproductiva de la hembra es conocida únicamente en determinados puntos muestrales y no durante la totalidad de su ciclo ovárico. Sin embargo, el método presenta dos limitaciones debido a que se emplea la función de probabilidad de la distribución binomial a la hora de calcular el patrón esperado por azar en cada unidad y para cada número de hembras simultáneamente en fase de ciclos ováricos. En primer lugar, no tiene en cuenta la variabilidad en la duración de los ciclos ováricos que presentan las hembras ya que la probabilidad de que una hembra muestre hinchazón sexual es estimada a partir del promedio mostrado por todas las hembras de la unidad que se encuentran simultáneamente en fase de ciclos ováricos. Esto es una consecuencia directa de la imposibilidad de calcular la duración para cada hembra de la fase de hinchazón. Y, en segundo lugar, el procedimiento considera que el estado reproductivo de una hembra es independiente de un punto muestral a otro. Obviamente, la condición reproductiva de la hembra no es independiente a la largo de su ciclo ovárico, sin embargo, al haber registrado dicha condición no diariamente y en intervalos irregulares y, sobre todo, al haber dividido los análisis en relación al número de hembras que se encontraron simultáneamente en fase de ciclos ováricos, lo que puede provocar que se analicen conjuntamente datos provenientes de diferentes periodos dentro del tiempo de existencia de la OMU, es posible que la dependencia de los datos se encuentre atenuada o incluso eliminada.

A pesar de las limitaciones presentes en la metodología, los resultados obtenidos son similares a los que Tobler y colaboradores (2010) obtuvieron en el único estudio sobre sincronía en los ciclos ováricos de las hembras de babuino hamadriade que emplea una metodología basada en procedimientos de aleatorización. En el mencionado estudio no se obtuvo evidencia de que las hembras sincronizasen sus fases fértiles, pero tampoco de que evitasen el solapamiento de éstas. Además de la metodológica, otra diferencia con el estudio de Tobler y colaboradores es el hecho de que en nuestra población los individuos se reproducían normalmente y que el periodo de estudio para la mayoría de las OMUs fue superior. Esta última circunstancia podría ocasionar la aparición de los patrones oscilatorios entre estados pseudo-sincrónicos y pseudo-asincrónicos y que fuera esta la razón de la aparición de resultados diferentes a los esperados por azar. Naturalmente, la aparición de dichos patrones también podría deberse a causas demográficas no identificadas.

El conflicto sexual y, en especial, la coerción pueden causar un coste elevado en la eficacia biológica de las hembras estableciendo una presión selectiva para la aparición de estrategias que neutralicen o mitiguen ese coste (Lessells, 2006). No obstante, la aparición de dichas contra-estrategias no es siempre posible, bien porque no es factible manipular el rasgo coercitivo, o bien porque el coste de hacerlo es muy elevado (Lessells, 2006). En cuanto a la sincronía, se ha sugerido que, aunque ésta podría alcanzarse en pocos ciclos y que, por tanto, esto no sería un impedimento en poblaciones que se reproducen de forma natural, los beneficios obtenidos por ello serían asimétricos y deberían ser intercambiados de forma recíproca a largo plazo para que resultase una estrategia estable (Clarke et al., 2012). Esto es debido a que ciertas hembras durante un determinado intervalo entre nacimientos experimentarían sistemáticamente ciclos cortos, mientras que otras experimentarían ciclos largos ya que, según la hipótesis del oscilador acoplado, la sincronía de las fases receptivas es alcanzada mediante la acción de dos feromonas, una de ellas liberada antes de la ovulación y que acortaría los ciclos de las hembras cercanas y la otra liberada durante la ovulación y que alargaría dichos ciclos (Schank y McClintock, 1997; Stern y McClintock, 1998). En el babuino hamadriade esta reciprocidad a largo plazo podría ser difícil de alcanzar ya que los beneficios obtenidos de la sincronización probablemente no sean de igual importancia para todas las hembras de la OMU, debido a que éstas varían en su rango y en el nivel de vinculación con el macho propietario de la OMU; (Bachmann y Kummer, 1980; Chalyan et al., 1991; Kummer, 1968; Leinfelder et al., 2001; Sigg, 1980; véase, sin embargo, Swedell, 2006). Además, la competencia entre las hembras al solapar sus fases fértiles podría verse incrementada en el babuino hamadriade en relación con otros primates que forman grupos multimacho-multihembra ya que, de no permitir el apareamiento extra-OMU, las hembras podrían ver comprometido el acceso al único macho reproductivo de la unidad y, por lo tanto, ver limitada la probabilidad de concepción (Zinner et al., 1994).

Además de ser costosa, la sincronía podría ser innecesaria en babuinos y, en general, en aquellas especies cuyas hembras presentan hinchazón de la zona anogenital durante gran parte de su fase folicular (Dixon, 2012). Esta señal sexual, además de poder contener información sobre la calidad de la hembra (Domb y Pagel, 2001; Huchard et al., 2009; Pagel, 1994), es considerada una señal probabilística del momento de la ovulación cuya función principal es la de manipular la percepción de la paternidad entre los machos del grupo (Huchard et al., 2009; Nunn, 1999a; Zinner et al., 2004). Por un lado, tanto la

hinchazón como el periodo de receptividad de la hembra se prolongan durante gran parte de su fase folicular provocando que las hembras por azar solapen en parte sus fases de hinchazón (van Schaik et al., 1999). En esta situación, los machos dominantes perderían oportunidades de apareamiento si guardasen a una sola hembra durante toda su fase de hinchazón, por lo que deberían concentrar sus esfuerzos reproductivos sobre una hembra cuando la señal de hinchazón, y la probabilidad de ovulación, sean máximas. Sin embargo, esto permite a otros machos aparearse con la hembra fuera del pico de máxima probabilidad de ovulación, pero en el que ésta es aún posible (Nunn, 1999a). En definitiva, lo que plantea esta hipótesis es que las fases de receptividad prolongadas junto a la señal sexual de la hinchazón constituyen una contra-estrategia que disminuye la capacidad de monopolización y control del macho, y del riesgo de infanticidio, al concentrar la paternidad en el macho dominante y al mismo tiempo confundirla entre los restantes machos del grupo (Nunn, 1999a), haciendo, por tanto, innecesaria la sincronización de los ciclos de las hembras.

En resumen, las causas que conducen a la sincronización de los ciclos ováricos de las hembras podrían ser más complejas de lo que se ha considerado y aparecer únicamente en determinadas circunstancias demográficas que han escapado al control en este estudio. A este respecto, los resultados obtenidos que difieren del patrón esperado por azar podrían representar un ajuste facultativo de los ciclos en el que las causas demográficas no han sido correctamente identificadas. Sin embargo, hemos mostrado que los costes asociados a la sincronía, tanto por el propio hecho de ajustar los ciclos para sincronizarlos, como por el incremento en la competición entre las hembras que produce, podrían estar impidiendo la aparición de esta estrategia. A su vez, la presencia de fases receptivas prolongadas y de una hinchazón anogenital exagerada podría hacer innecesaria la sincronización de los ciclos para reducir el grado de monopolización del macho y permitir el apareamiento poliándrico y la elección de pareja. En ambos casos, los patrones sincrónicos y asincrónicos que hemos detectado en una minoría de casos en nuestro estudio podrían estar originados por la dinámica poblacional al generar un patrón oscilatorio entre ambos estados (Clarke et al., 2012). En conclusión, a pesar del uso de la agresión que hacen los machos propietarios de OMU para controlar los movimientos de sus hembras constriñendo la posibilidad de apareamientos poliándricos y limitando la elección de pareja, unido al coste que genera esta agresión, al menos durante los procesos de transferencia, las hembras, aparentemente, no ajustan facultativamente la duración de

sus ciclos ováricos con el objeto de solapar las fases de hinchazón y limitar el control del macho y/o reducir los niveles de pastoreo.

4.2 Estacionalidad reproductiva

La estacionalidad en la reproducción es un fenómeno relacionado con la sincronía reproductiva pero que posee unos patrones y presiones de selección diferentes a los postulados para la sincronía ovárica. En el caso de la estacionalidad, la variación en el balance energético, determinado principalmente por la disponibilidad de recursos alimenticios y por la temperatura, es la causa última de su ocurrencia en mamíferos (Bronson, 2009; Ims, 1990). La variación en la disponibilidad de comida es el principal factor que explica la distribución estacional de los eventos reproductivos en los primates, tanto si adoptan una estrategia reproductiva no acumuladora, ajustando el pico en disponibilidad de alimentos con la fase de mayor demanda energética para la hembra, como si adoptan una estrategia reproductiva acumuladora, ajustando los periodos favorables en cuanto a la disponibilidad de alimento con las concepciones (Brockman y van Schaik, 2005a; Di Bitetti y Janson, 2000; Janson y Verdolin, 2005). La disponibilidad de alimento, a su vez, es una consecuencia indirecta de los factores climáticos que afectan, principalmente, a la fenología de la vegetación (Hill y Dunbar, 2002; van Schaik y Brockman, 2005).

En nuestra población de estudio, los diferentes eventos reproductivos analizados fueron registrados en todos los meses, sin embargo, su distribución no fue uniforme a lo largo del año. Es decir, la población mostró picos estacionales en las concepciones y las menarquías, ambos centrados a principios de junio, un pico estacional en los nacimientos centrado aproximadamente seis meses después del pico en las concepciones y, por último, un pico en las reanudaciones de los ciclos ováricos después de la lactancia centrado a finales de abril, aproximadamente un mes antes del pico en las concepciones. En las poblaciones en cautividad en las que los alimentos son suministrados por los cuidadores, el efecto indirecto del clima sobre la disponibilidad del alimento se encuentra suprimido, además, este alimento suele proporcionarse en cantidades más que suficientes y bastante estables durante todo el año lo que se manifiesta en tasas de reproducción y supervivencia mayores que las exhibidas por poblaciones en libertad (Dunbar, 1990; Tutin, 1994; Zerbe et al., 2012). En consecuencia, podemos asumir que la disponibilidad de recursos, al ser aproximadamente constante a lo largo del año y más que suficiente, no ha jugado un

papel importante en la distribución de los eventos reproductivos observados en este estudio. Esta circunstancia es aprovechada para investigar los efectos directos del clima en la estacionalidad de los eventos reproductivos que con frecuencia resulta difícil separar de sus efectos indirectos (Anderson et al., 2006; Hill y Dunbar, 2002).

En primer lugar, la temperatura en ciertos ambientes, podría comprometer de manera estacional la energía requerida para los ciclos ováricos debido a las demandas termorreguladoras, tanto por bajas temperaturas como por altas (Beehner y McCann, 2008; Brain y Mitchell, 1999; Elizondo, 1977; Pruett, 2007; Stelzner, 1988; Weingrill et al., 2004; Wittert et al., 1992). A este respecto, tanto las concepciones como las menarquías ocurrieron con mayor frecuencia en aquellos meses con una temperatura mínima mayor. Esto podría estar relacionado con un efecto negativo de las bajas temperaturas sobre el balance energético que afectaría a la condición de la hembra y a su probabilidad de concepción y de menarquía apoyando la hipótesis de la termorregulación. Por otro lado, las temperaturas máximas no afectaron a la distribución de las concepciones, aunque sí que lo hicieron con la de las menarquías. Éstas fueron más frecuentes en meses con una mayor temperatura máxima. Este resultado es contrario a lo esperado según la hipótesis de la termorregulación ya que las altas temperaturas tendrían un efecto negativo indirecto a través de la pérdida de agua (Stelzner, 1988), además de poder afectar a la espermatogénesis en el caso de ser extremas (Bedford, 1991). Sin embargo, el acceso al agua por los individuos de la colonia no estuvo limitado y pudieron disponer de ella sin restricciones y sin apenas costes asociados al desplazamiento lo que podría haber mitigado el efecto negativo de las altas temperaturas tanto en el caso de las concepciones como en el de las menarquías. En cambio, la correlación positiva entre las temperaturas mensuales máximas y la frecuencia mensual en las menarquías podría explicarse por la fuerte correlación que existe entre las temperaturas mensuales máximas y mínimas. Por otra parte, las temperaturas máximas no parecen ser lo suficientemente extremas para afectar a la fisiología reproductiva de los machos ya que la distribución de las concepciones no se vio afectada por ésta en una especie que, además, se encuentra distribuida en un ambiente árido (Swedell, 2011).

Y, en segundo lugar, las variables climáticas son usadas como indicadores proximales en el ajuste de los eventos reproductivos por algunas especies de primates (revisado en Brockman y van Schaik, 2005a; Di Bitetti y Janson, 2000; Lindburg, 1987).

Debido a su escasa variabilidad interanual, el fotoperiodo es un indicador climático empleado, principalmente, por los reproductores no acumuladores y reproductores no acumuladores relajados para anticipar la concepción y ajustar los nacimientos y la lactancia con el momento de máxima disponibilidad de alimentos (Di Bitetti y Janson, 2000; Lindburg, 1987). En los reproductores acumuladores, aunque el eje retino-hipotalámico-pineal, que es el encargado de regular la secreción de melatonina en función de la duración del día, es funcional, se postula que su funcionamiento se encuentra desacoplado con el mecanismo regulador de las gonadotropinas, por lo que, la regulación de la reproducción en estas especies no se vería afectada por el fotoperiodo (Bronson, 1995; Prendergast et al., 2002; Wehr, 2001). Sin embargo, hay cierta evidencia de que el fotoperiodo afecta a la reproducción humana, un reproductor acumulador, aunque ésta es en cierto sentido controvertida (Bronson, 2004; Foster y Roenneberg, 2008; Wehr, 2001). Por otro lado, la lluvia suele estar asociada, en ambientes naturales, con un aumento en la abundancia de recursos tróficos (Deshmukh, 1984; Knapp y Smith, 2001) de modo que las especies caracterizadas como reproductores acumuladores podrían emplear esta variable climática como indicador de un aumento inminente en la disponibilidad de alimentos y ajustar las concepciones con los incrementos en la precipitación. A este posible efecto proximal de las variables climáticas sobre la ocurrencia de los eventos reproductivos en una especie con una estrategia reproductiva acumuladora lo hemos denominado la hipótesis de las señales mixtas, debido a que postula el uso de ambos tipo de señales (internas y externas) en el ajuste de sus eventos reproductivos.

A este respecto, en nuestra población de estudio las concepciones y las menarquías fueron más frecuentes en aquellos meses con días más largos, lo que podría indicar un efecto del fotoperiodo en el inicio de la vida reproductiva de las hembras y en la probabilidad de concepción. Por otro lado, los nacimientos fueron más frecuentes en los meses con días cortos, que sería lo esperado dada la anterior correlación entre el fotoperiodo y las concepciones y teniendo en cuenta que el tiempo aproximado de gestación en la especie es de seis meses. En relación con las precipitaciones, ni la frecuencia en las concepciones, ni en las menarquías se vieron influidas por la cantidad mensual de éstas por lo que no encontramos evidencia de que este factor estuviese actuando como un predictor de los incrementos en la disponibilidad de alimentos. Si bien es cierto que en nuestra población la precipitación y la disponibilidad de alimentos no se encuentran relacionados, de haber sido seleccionada la primera como señal proximal del

inicio de la reproducción, sería esperable que su efecto se mantuviese en cautividad tal y como ocurre con el fotoperiodo en las especies que lo emplean como señal para ajustar sus eventos reproductivos (e.g. inversiones en los patrones estacionales al cambiar de hemisferio) (revisado en Di Bitetti y Janson, 2000; Lindburg, 1987). Por otro lado, los nacimientos fueron más frecuentes en los meses con una mayor precipitación. Esta relación entre precipitación y nacimientos suele darse en reproductores no acumuladores al estar asociadas las lluvias con la época del año más favorable, sin embargo, en los reproductores acumuladores las lluvias suelen coincidir o preceder al pico estacional en las concepciones (Brockman y van Schaik, 2005a; Di Bitetti y Janson, 2000). ¿Es posible que las hembras en nuestro estudio estén empleando señales relacionadas con el fotoperiodo de manera similar a como lo hacen las especies no acumuladoras? Esto parece poco probable ya que, no hay que olvidar, que las especies no acumuladoras emplean el fotoperiodo para ajustar los nacimientos con la época más favorable en términos energéticos para la hembra (y no con la lluvia) y esto no es lo que ocurre en nuestra población de estudio. De hecho, aunque la frecuencia de nacimientos no está relacionada con las temperaturas mínimas, la precipitación sí que lo está, lo que podría indicar, en parte, que los nacimientos tienen lugar en una época no favorable en términos de termorregulación.

Considerando los resultados en conjunto, hemos encontrado cierta evidencia para las dos hipótesis planteadas. Por un lado, la temperatura influye sobre la distribución anual de las concepciones y menarquías y, a su vez, estos dos eventos son influidos por el fotoperiodo. Sin embargo, los patrones estacionales del fotoperiodo y de la temperatura mínima mensual son similares y están altamente correlacionados, por lo que no podemos discriminar entre ambos efectos. De esta manera, la influencia del fotoperiodo sobre las concepciones y las menarquías podría dar como resultado una correlación espuria entre éstas y la temperatura mínima mensual, o contrariamente, la relación con el fotoperiodo podría surgir colateralmente a partir del efecto que las demandas termorreguladoras tienen sobre la ocurrencias de las concepciones y menarquía. A su vez, ambos efectos podrían producirse simultáneamente. Es posible argumentar que no existe una evidencia empírica clara de que especies con reproducción no estrictamente estacional, como es el caso de los babuinos, sean capaces de responder a las señales fotoperiódicas (Bronson, 2004; Wehr, 2001) y que, por tanto, nuestros resultados estarían mejor explicados por el efecto de los costes en termorregulación ocasionados por temperaturas bajas, costes que

se encuentran mejor documentados (Beehner y McCann, 2008; Elizondo, 1977; Weingrill et al., 2004; Wittert et al., 1992). Sin embargo, se podría contra-argumentar, en ausencia de un análisis directo del balance energético, que en poblaciones donde los individuos no poseen limitaciones energéticas ocasionadas por la disponibilidad de alimento, los efectos termorreguladores podrían no tener la suficiente importancia como para afectar a la condición de la hembra y, por tanto, influir en la estacionalidad de los eventos reproductivos. En este caso, nuestros resultados indicarían que existe un efecto del fotoperiodo en la frecuencia de los eventos reproductivos que carecería de valor adaptativo, puesto que no produce un ajuste de los nacimientos con el periodo del año energéticamente más favorable para las hembras, al menos en términos termorreguladores, y que podría surgir como consecuencia de una respuesta reminiscente del mecanismo de regulación de la gonadotropinas a los niveles de melatonina. Con independencia de que sea la temperatura o el fotoperiodo, estos factores climáticos determinan que las menarquías y las concepciones se distribuyan de manera no uniforme durante el año. Los picos estacionales observados en los nacimientos y las reanudaciones de los ciclos ováricos después de la lactancia son probablemente consecuencia del pico en las concepciones, ya que como hemos argumentado la relación entre los nacimientos y las precipitaciones es incidental y no forma parte de la estrategia reproductiva de la hembra mientras que las reanudaciones de los ciclos ováricos después de la lactancia no muestran ninguna asociación con las variables climáticas analizadas.

Para concluir, muchas de las características reproductivas de los babuinos se ajustan a una estrategia acumuladora en su reproducción (Janson y Verdolin, 2005; Swedell, 2011), siendo la disponibilidad de recursos tróficos, que a su vez afecta a la condición de la hembra, el principal determinante de la estacionalidad en los eventos reproductivos (Beehner et al., 2006; Chalyan et al., 1994). Sin embargo, en este estudio hemos encontrado que las variables climáticas también pueden afectar de manera directa a la ocurrencia de los eventos reproductivos, en concreto, de las concepciones y de las menarquías. Por un lado, las temperaturas mínimas parecen comprometer parte de la energía hacia procesos termorreguladores, lo que alteraría de manera estacional el balance energético provocando la aparición de picos anuales en las concepciones y menarquías. Por otro lado, hemos encontrado una cierta respuesta al fotoperiodo que determinaría la distribución anual de los dos eventos reproductivos mencionados anteriormente. No obstante, la discriminación entre ambos efectos en la determinación de la estacionalidad

en los eventos reproductivos no es posible y sería interesante seguir investigando los efectos directos de las variables climáticas, si es que se producen, en especies con una estrategia reproductora acumuladora y en poblaciones en libertad o en cautividad con fluctuaciones en la disponibilidad de alimentos.

Conclusiones

1. Los patrones comportamentales en los machos y en las hembras durante la formación del vínculo heterosexual son antagónicos; el componente principal en el comportamiento de los machos es agresivo mientras que el de las hembras es afiliativo. Esta discrepancia en los patrones comportamentales podría estar generada por una situación de conflicto sexual.
2. Durante los procesos de transferencia de hembras en los que se establecen nuevos vínculos intersexuales, los machos incrementan sus tasas de pastoreo de manera selectiva hacia las hembras abducidas. La agresión en este contexto funcionaría condicionando el comportamiento de las hembras y forzando su establecimiento en la nueva unidad. A su vez, este proceso limitaría las opciones comportamentales de éstas y, en concreto, la elección de pareja.
3. Las transferencias incrementan el tiempo de concepción y, como consecuencia de ello, el intervalo entre nacimientos de las hembras que son abducidas no influyendo en el resto de las hembras de la colonia. Las agresiones que las hembras abducidas reciben de manera general durante estos eventos se consideran la causa principal de la reducción en el éxito reproductivo de éstas. Consecuentemente, las transferencias de hembras entre unidades sociales en el babuino hamadriade estarían más relacionadas con una estrategia coercitiva por parte de los machos, ya que serían costosas para las hembras y limitarían las opciones de apareamiento de las mismas, que con una estrategia reproductiva de las hembras. Sin embargo, las consecuencias a largo plazo de las transferencias están pendientes de ser evaluadas abriendo la posibilidad de que la agresión, en el contexto de las abducciones, sea un rasgo atractivo para las hembras.
4. Durante los procesos de transferencia de hembras en los que se establecen nuevos vínculos intersexuales, las hembras abducidas incrementan su espulgamiento hacia el macho agresor y este espulgamiento responde, en términos generales, a la agresión recibida. El espulgamiento en este contexto funcionaría como una estrategia paliativa reduciendo el estrés y la agresión del macho y acelerando la formación del vínculo entre los dos.

5. El contexto social en el que se producen las transferencias afecta a la disponibilidad en el acceso al macho por parte de las hembras residentes, ya que ven reducidos sus niveles de espulgamiento al aumentar el tamaño de la unidad. Sin embargo, este contexto no afecta al patrón comportamental exhibido por las hembras abducidas. A su vez, los niveles de espulgamiento y pastoreo dirigidos por el macho a sus hembras disminuyen al aumentar el tamaño de la unidad, aunque, en el caso del pastoreo, el mayor determinante de sus niveles es el estatus demográfico de la hembra. Las transferencias parecen incrementar la competencia dentro de las unidades, sin embargo, su efecto sólo se manifestaría entre las hembras residentes y únicamente a nivel comportamental, puesto que el éxito reproductivo de éstas no se ve afectado.
6. Las hembras no ajustan facultativamente la duración de sus ciclos ováricos para sincronizarlos o evitar su sincronización en función del contexto demográfico. Tampoco parecen sincronizarlos, con independencia de dicho contexto, para contrarrestar el control del macho. En definitiva, la sincronización de los ciclos ováricos en los babuinos hamadriades no representaría una contra-estrategia a la coerción del macho y, en cambio, los patrones sincrónicos y asincrónicos detectados podrían surgir de la propia dinámica poblacional.
7. El fotoperiodo y/o la temperatura mínima afectan de manera directa a la distribución anual de las menarquías y las concepciones produciendo picos estacionales en ellas, así como, en los nacimientos y las reanudaciones de los ciclos ováricos después de la lactancia, al estar, éstos últimos, vinculados temporalmente con el momento de la concepción. Este resultado pone de relieve el efecto directo de las variables climáticas con independencia de la disponibilidad en el alimento en una especie reproductora acumuladora.

1. Behavioural patterns deployed by males and females during intersexual bond formation reflect antagonistic interests. The main component in the male's behaviour is aggression (i.e. herding) whereas the main component in the female's behaviour is affiliation. This divergence in the behavioural patterns of males and females could have been brought about by sexual conflict.
2. During female transfers in which new intersexual bonds are established, males increase their herding rates directed to abducted females. Aggression in this context appears to condition the female's behaviour, forcing her transfer into the new units. In addition, this process would constrain the behavioural options of females and, specifically, their mate choice.
3. Transfers increase the time that abducted females take to conceive and, as a result, their interbirth interval without affecting the rest of females. The aggression received by abducted females during these events is considered the main cause of the drop in reproductive success that they experience. Consequently, female transfers between units in hamadryas baboons can be seen as a male coercive strategy, because they are costly to females and they constrain their mating options, rather than as a female reproductive strategy. However, the long-term consequences of transfers remain to be evaluated and the aggression in this context could represent a male attractive trait rather than a male coercive trait.
4. During female transfers in which new intersexual bonds are established, abducted females increase their grooming toward their aggressors and this grooming is related, in general terms, to the aggression received. Grooming in this context would function as a palliative strategy decreasing male aggression and stress, and speeding up cross-sex bonding.
5. The social context in which transfers occur affects the social access of resident females to their unit males, since their grooming rates decrease as unit size increases. However, this context does not affect the behavioural pattern exhibited by abducted females. In addition, grooming and herding rates directed by males to their females decrease as unit size increases, although, in the case of herding, the

major determinant rate variation is the female's status. Thus, transfers seem to increase female competition within units, however, their effects only are shown by resident females and exclusively at a behavioural level since their reproductive success is not affected.

6. Females do not facultatively adjust the duration of their ovarian cycles to synchronize them or to avoid its synchronization according to the demographic context. Neither do females synchronize their ovarian cycles, regardless of the mentioned context, to counteract male control. In brief, synchrony of ovarian cycles in hamadryas baboons does not represent a counter-strategy to male coercion and, by contrast, synchrony and asynchrony patterns could emerge from the population dynamics itself.
7. Photoperiod and/or minimum temperature directly affect the annual distribution of menarches and conceptions which turn out to produce seasonal peaks. Moreover, births and resumptions of ovarian activity after lactation exhibit seasonal peaks as well since they are temporarily linked to conceptions. These findings highlight the direct effect of climatic variables, regardless of food availability, in a species characterized a capital breeder.

APÉNDICE

En este apéndice se muestran los resultados de algunos análisis suplementarios que no fueron incluidos en la publicación presentada en el capítulo 2. En concreto, se explora la relación entre la proximidad espacial de las hembras con el macho de su unidad y las tasas de pastoreo recibidas por las hembras.

La proximidad espacial fue calculada a partir de los muestreos de barrido realizados cada 5 minutos durante los muestreos focales. En ellos se registró la posición de las hembras respecto al macho de la unidad focal. Para este análisis se calculó para cada hembra el porcentaje de los muestreos en los que estaba a menos de dos brazos de distancia como medida de proximidad espacial. Un total de 1075 y 359 muestreos de barrido estuvieron disponibles en el periodo anterior y posterior a las transferencias, respectivamente. El coeficiente de correlación de Pearson fue empleado para estudiar la relación entre ambas variables.

Durante el periodo anterior a las transferencias no existe una correlación significativa entre la proximidad espacial de la hembra y la tasa de agresión que recibe, aunque sí que existe una tendencia estadística ($r = 0,338$, $N = 32$, $P = 0,058$, figura 1a) de manera que las hembras que mostraron una mayor proximidad al macho tendieron a ser más pastoreadas. Sin embargo, esta tendencia desaparece después de las transferencias ($r = 0,267$, $N = 32$, $P = 0,139$, figura 1b).

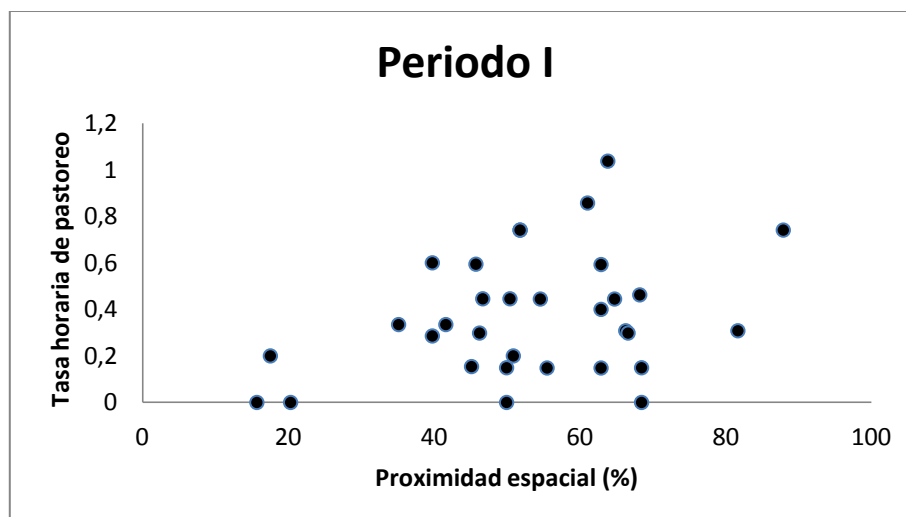


Figura 1a: Relación entre las tasas horarias de pastoreo y la proximidad espacial entre cada hembra y el macho de su unidad durante el periodo anterior a las transferencias. La correlación no es significativa ($r = 0,338$, $N = 32$, $P = 0,058$).

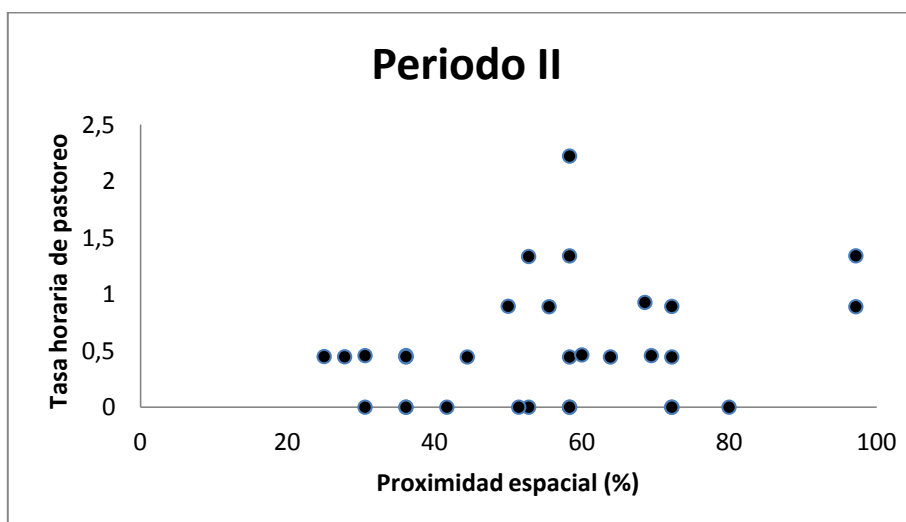


Figura 1b: Relación entre las tasas horarias de pastoreo y la proximidad espacial entre cada hembra y el macho de su unidad durante el periodo posterior a las transferencias. La correlación no es significativa ($r = 0,267$, $N = 32$, $P = 0,139$).

REFERENCIAS

- Abegglen, J. J. (1984). *On socialization in hamadryas baboons*. Cranbury, NJ: Associated University Presses.
- Agoramoorthy, G., Mohnot, S., Sommer, V., y Srivastava, A. (1988). Abortions in free ranging Hanuman langurs (*Presbytis entellus*)—a male induced strategy? *Human Evolution*, 3(4), 297-308. doi: 10.1007/BF02435859
- Alberts, S. C., y Altmann, J. (1995). Balancing cost and opportunities: dispersal in male baboons. *American Naturalist*, 145(2), 279-306.
- Alberts, S. C., y Altmann, J. (2006). The evolutionary past and the research future: environmental variation and life history flexibility in a primate lineage. En L. Swedell y S. R. Leigh (Eds.), *Reproduction and fitness in baboons: behavioral, ecological, and life history perspectives* (pp. 277-303). Chicago: Springer.
- Alberts, S. C., Hollister-Smith, J. A., Mututua, R. S., Sayialel, S. N., Muruthi, P. M., Warutere, J. K., y Altmann, J. (2005). Seasonality and long-term change in a savanna environment. En D. K. Brockman y C. P. van Schaik (Eds.), *Seasonality in primates: studies of living and extinct human and non-human primates* (pp. 157-195). Cambridge: Cambridge University Press.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3), 227-267. doi: 10.1163/156853974X00534
- Altmann, J. (1980). *Baboon mothers and infants*. Chicago: University of Chicago Press.
- Altmann, J., Alberts, S. C., Altmann, S. A., y Roy, S. B. (2002). Dramatic change in local climate patterns in the Amboseli basin, Kenya. *African Journal of Ecology*, 40(3), 248. doi: 10.1046/j.1365-2028.2002.00366.x
- Altmann, J., Altmann, S. A., y Hausfater, G. (1978). Primate infant's effects on mother's future reproduction. *Science* 201(4360), 1028-1030. doi: 10.1126/science.98844
- Altmann, J., Altmann, S. A., Hausfater, G., y McCuskey, S. A. (1977). Life history of yellow baboons: physical development, reproductive parameters, and infant mortality. *Primates*, 18(2), 315-330. doi: 10.1007/BF02383111
- Altmann, S. A. (1962). A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 102(2), 338-435. doi: 10.1111/j.1749-6632.1962.tb13650.x
- Altmann, S. A., y Altmann, J. (1979). Demographic constraints on behavior and social organization. En I. S. Bernstein y E. O. Smith (Eds.), *Primate ecology and human origins: ecological influences on social organization* (pp. 47-63). New York: Garland STPM Press.
- Anaya-Huertas, C., y Colmenares, F. (2002). Male coercion and reproductive condition in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). *Folia Primatologica*, 73(6), 291. doi: 10.1159/000068329
- Anderson, D., Nordheim, E., y Boesch, C. (2006). Environmental factors influencing the seasonality of estrus in chimpanzees. *Primates*, 47(1), 43-50. doi: 10.1007/s10329-005-0143-y
- Andersson, M., e Iwasa, Y. (1996). Sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(2), 53-58. doi: 10.1016/0169-5347(96)81042-1

- Andersson, M., y Simmons, L. W. (2006). Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(6), 296-302. doi: 10.1016/j.tree.2006.03.015
- Andersson, M. B. (1994). *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Arden, M. A., y Dye, L. (1998). The assessment of menstrual synchrony: comment on Weller and Weller (1997). *Journal of Comparative Psychology*, 112(3), 323-324. doi: 10.1016/s0149-7634(05)80118-6
- Arnold, S. J. (1983). Sexual selection: the interface of theory and empiricism. En P. Bateson (Ed.), *Mate choice* (pp. 67-107). Cambridge: Cambridge University Press.
- Arnqvist, G., y Nilsson, T. (2000). The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour*, 60(2), 145-164. doi: 10.1006/anbe.2000.1446
- Arnqvist, G., y Rowe, L. (2005a). *Sexual conflict*. Princeton: Princeton University Press.
- Arnqvist, G., y Rowe, L. (2005b). Sexual selection and sexual conflict: history, theory, and empirical avenues. En J. R. Krebs y T. Clutton-Brock (Eds.), *Sexual conflict* (pp. 14-43). Princeton: Princeton University Press.
- Aureli, F. (1997). Post-conflict anxiety in nonhuman primates: the mediating role of emotion in conflict resolution. *Aggressive Behavior*, 23(5), 315-328. doi: 10.1002/(SICI)1098-2337(1997)23:5<315::AID-AB2>3.0.CO;2-H
- Aureli, F., Preston, S. D., y de Waal, F. B. M. (1999). Heart rate responses to social interactions in free-moving rhesus macaques (*Macaca mulatta*): a pilot study. *Journal of Comparative Psychology*, 113(1), 59-65. doi: 10.1037/0735-7036.113.1.59
- Aureli, F., y van Schaik, C. P. (1991). Post-conflict behaviour in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Ethology*, 89(2), 101-114. doi: 10.1111/j.1439-0310.1991.tb00297.x
- Bachmann, C., y Kummer, H. (1980). Male assessment of female choice in hamadryas. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6(4), 315-321. doi: 10.1007/BF00292774
- Badyaev, A. V. (2002). Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(8), 369-378. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02569-7
- Barnard, C. (2004). *Animal behaviour: mechanism, development, function and evolution*. Harlow: Pearson Education Limited.
- Barrett, L., y Henzi, S. P. (2001). The utility of grooming in baboon troops. En R. J. A. Noë, J. A. R. A. M. van Hooff y P. Hammerstein (Eds.), *Economics in nature* (pp. 119-145). Cambridge: Cambridge University Press.
- Barrett, L., Henzi, S. P., y Lycett, J. E. (2006). Whose life is it anyway? Maternal investment, developmental trajectories, and life history strategies in baboons. En L. Swedell y S. R. Leigh (Eds.), *Reproduction and fitness in baboons behavioral, ecological, and life history perspectives*: (pp. 199-224). New York: Springer.
- Bartlett, T. Q. (2003). Sexually selected infanticide: still room for doubt? *American Journal of Primatology*, 59(2), 93-96. doi: 10.1002/ajp.10067
- Bartlett, T. Q., Sussman, R. W., y Cheverud, J. M. (1993). Infant killing in primates: a review of observed cases with specific reference to sexual selection hypothesis. *American Anthropologist*, 95(4), 958-990. doi: 10.1525/aa.1993.95.4.02a00090
- Barton, R. A. (1985). Grooming site preferences in primates and their functional implications. *International Journal of Primatology*, 6(5), 519-532. doi: 10.1007/BF02735574
- Barton, R. A. (2000). Socioecology of baboons: the interaction of male and female strategies. En P. M. Kappeler (Ed.), *Primate males: causes and consequences of variation in group composition* (pp. 97-107). Cambridge: Cambridge University Press.
- Barton, R. A., Byrne, R. W., y Whiten, A. (1996). Ecology, feeding competition and social structure in baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38(5), 321-329. doi: 10.1007/s002650050248
- Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2(3), 349-368. doi: 10.1038/hdy.1948.21

- Bateson, P. (1994). The dynamics of parent-offspring relationships in mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(10), 399-403. doi: 10.1016/0169-5347(94)90066-3
- Batschelet, E. (1981). *Circular statistics in biology*. London: Academic Press.
- Bedford, J. M. (1991). Effects of elevated temperature on the epididymis and testis: experimental studies. En A. W. Zorngiotti (Ed.), *Temperature and environmental effects on the testis* (Vol. 286, pp. 19): Springer.
- Beehner, J. C., Bergman, T. J., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., y Whitten, P. L. (2005). The effect of new alpha males on female stress in free-ranging baboons. *Animal Behaviour*, 69(5), 1211-1221. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.08.014
- Beehner, J. C., y McCann, C. (2008). Seasonal and altitudinal effects on glucocorticoid metabolites in a wild primate (*Theropithecus gelada*). *Physiology and Behavior*, 95(3), 508-514. doi: 10.1016/j.physbeh.2008.07.022
- Beehner, J. C., Onderdonk, D. A., Alberts, S. C., y Altmann, J. (2006). The ecology of conception and pregnancy failure in wild baboons. *Behavioral Ecology*, 17(5), 741-750. doi: 10.1093/beheco/arl006
- Begon, M., Harper, J. L., y Townsend, C. R. (1996). *Ecology: individuals, populations and communities*. Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Bentley-Condit, V. K., y Smith, E. O. (1997). Female reproductive parameters of Tana River yellow baboons. *International Journal of Primatology*, 18(4), 581-595. doi: 10.1023/A:1026315323400
- Bercovitch, F. B. (1987). Female weight and reproductive condition in a population of olive baboons (*Papio anubis*). *American Journal of Primatology*, 12(2), 189-195. doi: 10.1002/ajp.1350120206
- Bercovitch, F. B., y Harding, R. S. O. (1993). Annual birth patterns of savanna baboons (*Papio cynocephalus anubis*) over a ten-year period at Gilgil, Kenya. *Folia Primatologica*, 61(3), 115-122. doi: 10.1159/000156738
- Bergman, T. J. (2006). Hybrid baboons and the origins of the hamadryas male reproductive strategy. En L. Swedell y S. R. Leigh (Eds.), *Reproduction and fitness in baboons: behavioral, ecological, and life history perspectives* (pp. 81-103). New York: Springer.
- Bernstein, I. S., y Williams, L. E. (1986). The study of social organization. En G. Mitchell y J. Erwin (Eds.), *Comparative primate biology* (Vol. 2A: Behavior, Conservation and Ecology, pp. 195-213). New York: Alan R. Liss.
- Birkhead, T. R. (2010). How stupid not to have thought of that: post-copulatory sexual selection. *Journal of Zoology*, 281(2), 78-93. doi: 10.1111/j.1469-7998.2010.00701.x
- Bissonnette, A., Bischofberger, N., y van Schaik, C. P. (2011). Mating skew in Barbary macaque males: the role of female mating synchrony, female behavior, and male-male coalitions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(2), 167-182. doi: 10.1007/s00265-010-1023-z
- Boesch, C., Kohou, G., Néné, H., y Vigilant, L. (2006). Male competition and paternity in wild chimpanzees of the Taï forest. *American Journal of Physical Anthropology*, 130(1), 103-115. doi: 10.1002/ajpa.20341
- Boggs, C. L. (1995). Male nuptial gifts: phenotypic consequences and evolutionary implications. En S. R. Leather y J. Hardie (Eds.), *Insect reproduction* (pp. 215-242). Boca Raton: CRC Press.
- Borgerhoff Mulder, M., y Rauch, K. L. (2009). Sexual conflict in humans: variations and solutions. *Evolutionary Anthropology*, 18(5), 201-214. doi: 10.1002/evan.20226
- Bradshaw, W. E., y Holzapfel, C. M. (2007). Evolution of animal photoperiodism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 1-25. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110115
- Brain, C., y Mitchell, D. (1999). Body temperature changes in free-ranging baboons (*Papio hamadryas ursinus*) in the Namib Desert, Namibia. *International Journal of Primatology*, 20(4), 585-598. doi: 10.1023/a:1020394824547

- Brockman, D. K. (1999). Reproductive behavior of female *Propithecus verreauxi* at Beza Mahafaly, Madagascar. *International Journal of Primatology*, 20(3), 375-398. doi: 10.1023/A:1020500804442
- Brockman, D. K., y van Schaik, C. P. (2005a). Seasonality and reproductive function. En D. K. Brockman y C. P. van Schaik (Eds.), *Seasonality in primates: studies of living and extinct human and non-human primates* (pp. 269-305). Cambridge: Cambridge University Press.
- Brockman, D. K., y van Schaik, C. P. (2005b). *Seasonality in primates: studies of living and extinct human and non-human primates*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bronson, F. H. (1995). Seasonal variation in human reproduction: environmental factors. *The Quarterly Review of Biology*, 70(2), 141-164.
- Bronson, F. H. (2004). Are humans seasonally photoperiodic? *Journal of Biological Rhythms*, 19(3), 180-192. doi: 10.1177/0748730404264658
- Bronson, F. H. (2009). Climate change and seasonal reproduction in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 364(1534), 3331-3340. doi: 10.1098/rstb.2009.0140
- Brown, D. (1988). Components of lifetime reproductive success. En T. H. Clutton-Brock (Ed.), *Reproductive success* (pp. 439-453). Chicago: The University of Chicago Press.
- Busse, C., y Hamilton III, W. J. (1981). Infant carrying by male chacma baboons. *Science*, 212(4500), 1281-1283. doi: 10.1126/science.212.4500.1281
- Cameron, E., Day, T., y Rowe, L. (2003). Sexual conflict and indirect benefits. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(5), 1055-1060. doi: 10.1046/j.1420-9101.2003.00584.x
- Cameron, E. Z., Setsaas, T. H., y Linklater, W. L. (2009). Social bonds between unrelated females increase reproductive success in feral horses. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 106(33), 13850-13853. doi: 10.1073/pnas.0900639106
- Campbell, C. J. (2003). Female-directed aggression in free-ranging *Ateles geoffroyi*. *International Journal of Primatology*, 24(2), 223-237. doi: 10.1023/a:1023036830192
- Campbell, C. J. (2007). Primate sexuality and reproduction. En C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. Mackinnon, M. Panger y S. K. Bearder (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 423-437). Oxford: Oxford University Press.
- Campbell, C. J., Fuentes, A., MacKinnon, K. C., Panger, M., y Bearder, S. K. (2007). *Primates in perspective*. Oxford: Oxford University Press.
- Campbell, C. J., Fuentes, A., MacKinnon, K. C., Panger, M., y Bearder, S. K. (2011). *Primates in perspective*. Oxford: Oxford University Press.
- Cant, M. A. (1998). A model for the evolution of reproductive skew without reproductive suppression. *Animal Behaviour*, 55(1), 163-169. doi: 10.1006/anbe.1997.0589
- Carnegie, S., Fedigan, L., y Melin, A. (2011). Reproductive seasonality in female capuchins (*Cebus capucinus*) in Santa Rosa (Area de Conservación Guanacaste), Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 32(5), 1076-1090. doi: 10.1007/s10764-011-9523-x
- Chalyan, V. G., Lapin, B. A., Meishvili, N. V., y Vancatová, M. A. (1994). Reproductive aspects of free-ranging groups of hamadryas baboons. En B. Thierry, J. J. Roeder, J. R. Anderson y N. Herrenschmidt (Eds.), *Current Primatology* (Vol. III: Behavioural neuroscience, physiology and reproduction, pp. 237-244). Strasbourg: Univ. Louis Pasteur.
- Chalyan, V. G., Meishvili, N. V., y Dathe, R. (1991). Dominance rank and reproduction in female hamadryas baboons. *Primate Report*, 29, 35-40.
- Chapais, B. (1992). The role of alliances in social inheritance of rank among females primates. En F. B. M. de Waal y A. H. Harcourt (Eds.), *Coalitions and alliances in humans and other animals* (pp. 29-59). Oxford: Oxford Science Publications.
- Chapman, C., y Rothman, J. (2009). Within-species differences in primate social structure: evolution of plasticity and phylogenetic constraints. *Primates*, 50(1), 12-22. doi: 10.1007/s10329-008-0123-0

- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J., y Rowe, L. (2003). Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(1), 41-47. doi: 10.1016/S0169-5347(02)00004-6
- Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Fisher, J., Beehner, J., Bergman, T., Johnson, S. E., Kitchen, D. M., Palombit, R. A., Rendall, D., y Silk, J. B. (2004). Factors affecting reproduction and mortality among baboons in the Okavango delta, Botswana. *International Journal of Primatology*, 25(2), 401-428. doi: 10.1023/B:IJOP.0000019159.75573.13
- Cheney, D. L., Silk, J. B., y Seyfarth, R. M. (2012). Evidence for intrasexual selection in wild female baboons. *Animal Behaviour*, 84(1), 21-27. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.03.010
- Clarke, P., Pradhan, G., y van Schaik, C. P. (2009). Intersexual conflict in primates: infanticide, paternity allocation, and the role of coercion. En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 42-77). Cambridge: Harvard University Press.
- Clarke, P. M. R., Henzi, S. P., y Barrett, L. (2012). Estrous synchrony in a nonseasonal breeder: adaptive strategy or population process? *Behavioral Ecology*, 23(3), 573-581. doi: 10.1093/beheco/arr230
- Clutton-Brock, T. H. (1989). Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 236(1285), 339-372. doi: 10.1098/rspb.1989.0027
- Clutton-Brock, T. H. (2004). What is sexual selection? En P. M. Kappeler y C. P. van Schaik (Eds.), *Sexual selection in primates: new and comparative perspectives* (pp. 24-36). Cambridge: Cambridge University Press.
- Clutton-Brock, T. H. (2009a). Sexual selection in females. *Animal Behaviour*, 77(1), 3-11. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.08.026
- Clutton-Brock, T. H. (2009b). Structure and function in mammalian societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 364(1533), 3229-3242. doi: 10.1098/rstb.2009.0120
- Clutton-Brock, T. H., y Harvey, P. H. (1977). Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, 183(1), 1-39. doi: 10.1111/j.1469-7998.1977.tb04171.x
- Clutton-Brock, T. H., y Parker, G. A. (1995). Sexual coercion in animals societies. *Animal Behaviour*, 49(5), 1345-1365. doi: 10.1006/anbe.1995.0166
- Colmenares, F. (1991). Greeting behaviour between male baboons: oestrous females, rivalry and negotiation. *Animal Behaviour*, 41(1), 49-60. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80502-0
- Colmenares, F. (1992). Clans and harems in a colony of hamadryas and hybrid baboons: male kinship, familiarity and the formation of brother-teams. *Behaviour*, 121(1), 61-94. doi: 10.1163/156853992X00444
- Colmenares, F. (1997). Grooming for protection in baboons: two tests of the hypothesis. [Abstract]. *Advances in Ethology* 32 (Supplement to Ethology), 269.
- Colmenares, F. (2002). Socioecología y relaciones sociales. En J. Martínez-Contreras y J. J. Veà (Eds.), *Primates: evolución, cultura y diversidad* (pp. 271-331). México: Centro de estudios filosóficos, políticos y sociales Vicente Lombardo Toledano.
- Colmenares, F. (2004). Kinship structure and its impact on behavior in multilevel societies. En B. Chapais y C. M. Berman (Eds.), *Kinship and behavior in primates* (pp. 242-270). Oxford: Oxford University Press.
- Colmenares, F., y Anaya-Huertas, C. (2001). Male coercion in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*): intrasexual competition and female choice. [Abstract]. *Primate Report*, 60(1), 18-19
- Colmenares, F., Esteban, M. M., y Zaragoza, F. (2006). One male units and clans in a colony of hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*): effect of male number and clan cohesion on feeding success. *American Journal of Primatology*, 68, 21-37. doi: 10.1002/ajp.20204

- Colmenares, F., y Gomendio, M. (1988). Changes in females reproductive condition following male take-overs in a colony of hamadryas and hybrid baboons. *Folia Primatologica*, 50(3-4), 157-174. doi: 10.1159/000156343
- Colmenares, F., y Lázaro-Perea, C. (1994). Greeting and grooming during social conflicts in baboons: strategic uses and social functions. En J. J. Roeder, B. Thierry, J. R. Anderson y N. Herrenschildt (Eds.), *Current primatology* (Vol. II: Social development, learning and behaviour, pp. 165-174). Strasbourg: Univ. Louis Pasteur.
- Colmenares, F., y Silveira, F. (2008). Post-conflict non-aggressive behaviours may be neither friendly nor conciliatory: conflict management of male hamadryas baboons. *Ethology*, 114(11), 1101-1112. doi: 10.1111/j.1439-0310.2008.01559.x
- Colmenares, F., Zaragoza, F., y Hernández-Lloreda, M. V. (2002). Grooming and coercion in one-male units of hamadryas baboons: market forces or relationship constrains? *Behaviour*, 139(11), 1525-1553. doi: 10.1163/15685390260514753
- Cordero, C., y Eberhard, W. G. (2003). Female choice of sexually antagonistic male adaptations: a critical review of some current research. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(1), 1-6. doi: 10.1046/j.1420-9101.2003.00506.x
- Cords, M. (1997). Friendships, alliances, reciprocity and repair. En A. Whiten y R. W. Byrne (Eds.), *Machiavellian intelligence II* (pp. 24-49). Cambridge: Cambridge University Press.
- Cowlshaw, G., y Dunbar, R. I. M. (1991). Dominance rank and mating success in male primates. *Animal Behaviour*, 41(6), 1045-1056. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80642-6
- Crockford, C., Wittig, R. M., Whitten, P. L., Seyfarth, R. M., y Cheney, D. L. (2008). Social stressors and coping mechanisms in wild female baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *Hormones and Behavior*, 53(1), 254-265. doi: 10.1016/j.yhbeh.2007.10.007
- Crook, J. H. (1970). The socio-ecology of primates. En J. H. Crook (Ed.), *Social behaviour in birds and mammals* (pp. 103-166). London: Academic Press.
- Crook, J. H., Ellis, J., y Goss-Custard, J. (1976). Mammalian social systems: structure and function. *Animal Behaviour*, 24(2), 261-274. doi: 10.1016/S0003-3472(76)80035-8
- Crook, J. H., y Gartlan, J. S. (1966). Evolution of primate societies. *Nature*, 210(5042), 1200-1202. doi: 10.1038/2101200a0
- Curtin, R., y Dolhinow, P. (1978). Primate social behavior in a changing world. *American Scientist*, 66(4), 468-475.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. London: John Murray.
- De Vore, I., y Hall, K. R. L. (1965). Baboon ecology. En I. De Vore (Ed.), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes* (pp. 20-52). New York: Holt, Rinehart and Winston.
- de Waal, F. B. M., y van Hooff, J. A. R. A. M. (1981). Side-directed communication and agonistic interactions in chimpanzees. *Behaviour*, 77(3), 164-198. doi: 10.1163/156853981X00211
- de Waal, F. B. M., y van Roosmalen, A. (1979). Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5(1), 55-66. doi: 10.1007/BF00302695
- Deshmukh, I. K. (1984). A common relationship between precipitation and grassland peak biomass for east and southern Africa. *African Journal of Ecology*, 22(3), 181-186. doi: 10.1111/j.1365-2028.1984.tb00693.x
- Di Bitetti, M. S., y Janson, C. H. (2000). When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in neotropical primates. *American Journal of Primatology*, 50(2), 109-130. doi: 10.1002/(sici)1098-2345(200002)50:2<109::aid-ajp2>3.0.co;2-w
- Di Fiore, A., y Rendall, D. (1994). Evolution of social organization: a reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 91(21), 9941-9945.
- Dixson, A. (2012). *Primate sexuality: comparative studies of the prosimians, monkeys, apes and human beings*. Oxford: Oxford University Press.

- Domb, L. G., y Pagel, M. (2001). Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. *Nature*, 410(6825), 204-206. doi: 10.1038/35065597
- Drent, R., y Daan, S. (1980). The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68(1-4), 225-252.
- Dunbar, R. I. M. (1984). *Reproductive decisions: an economic analysis of gelada baboon reproductive strategies*. Princeton: Princeton University Press.
- Dunbar, R. I. M. (1988). *Primate social systems*. London: Croom Helm.
- Dunbar, R. I. M. (1989). Social systems as optimal strategy sets: the costs and benefits of sociality. En V. Standen y R. Foley (Eds.), *Comparative socioecology* (pp. 131-149). Oxford: Blackwell Scientific.
- Dunbar, R. I. M. (1990). Environmental determinants of intraspecific variation in body weight in baboons (*Papio* spp.). *Journal of Zoology*, 220(1), 157-169. doi: 10.1111/j.1469-7998.1990.tb04300.x
- Dunbar, R. I. M. (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57(3), 121-131. doi: 10.1159/000156574
- Dunbar, R. I. M. (1992). Time: a hidden constraint on the behavioural ecology of baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31(1), 35-49. doi: 10.1007/BF00167814
- Dunbar, R. I. M. (2010). The social role of touch in humans and primates: behavioral function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 34(2), 260-270. doi: 10.1016/j.neubiorev.2008.07.001
- Dunbar, R. I. M., y Dunbar, P. (1988). Maternal time budgets of gelada baboons. *Animal Behaviour*, 36(4), 970-980. doi: 10.1016/S0003-3472(88)80055-1
- Dunbar, R. I. M., y Sharman, M. (1983). Female competition for access to males affects birth rate in baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13(2), 157-159. doi: 10.1007/BF00293805
- Dunbar, R. I. M., y Shultz, S. (2010). Bondedness and sociality. *Behaviour*, 147(7), 775-803. doi: 10.1163/000579510x501151
- Ebensperger, L. A. (1998). Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals. *Biological Reviews*, 73(3), 321-346. doi: 10.1111/j.1469-185X.1998.tb00034.x
- Eberhard, W. G. (2005). Evolutionary conflicts of interest: are female sexual decisions different? *American Naturalist*, 165(S5), S19-S25. doi: 10.1086/429348
- Eberhard, W. G. (2009). Postcopulatory sexual selection: Darwin's omission and its consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(Supplement 1), 10025-10032. doi: 10.1073/pnas.0901217106
- Eberle, M., y Kappeler, P. M. (2004). Selected polyandry: female choice and inter-sexual conflict in a small nocturnal solitary primate (*Microcebus murinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(1), 91-100. doi: 10.1007/s00265-004-0823-4
- Eisenberg, J. (1983). The social organizations of mammals. *Handbuch der Zoologie*, 10(7), 1-92.
- Eisenberg, J. F., Muckenhirn, N. A., y Rundran, R. (1972). The relation between ecology a social structure in primates. *Science*, 176(4037), 863-874. doi: 10.1126/science.176.4037.863
- Elizondo, R. (1977). Temperature regulation in primates. En D. Robertshaw (Ed.), *International review of physiology* (Vol. 5 Environmental physiology II, pp. 71-118). Baltimore: University Park Press.
- Ellison, P. T., Panter-Brick, C., Lipson, S. F., y O'Rourke, M. T. (1993). The ecological context of human ovarian function. *Human Reproduction*, 8(12), 2248-2258.
- Ellison, P. T., Valeggia, C. R., y Sherry, D. S. (2005). Human birth seasonality. En D. K. Brockman y C. P. van Schaik (Eds.), *Seasonality in primates: studies of living and extinct humans and non-humans primates* (pp. 379-399). Cambridge: Cambridge University Press.
- Emery Thompson, M. (2009). Human rape: revising evolutionary perspectives. En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary*

- perspective on male aggression against females* (pp. 346-374). Cambridge: Harvard University Press.
- Emery Thompson, M. (2013). Reproductive ecology of female chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 75(3), 222-237. doi: 10.1002/ajp.22084
- Emlen, S. T., y Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300), 215-223. doi: 10.1126/science.327542
- Endler, J. A., y Basolo, A. L. (1998). Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(10), 415-420. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01471-2
- Engelhardt, A., Hodges, K., y Heistermann, M. (2007). Post-conception mating in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): characterization, endocrine correlates and functional significance. *Hormones and Behavior*, 51(1), 3-10. doi: 10.1016/j.yhbeh.2006.06.009
- Engh, A. L., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Whitten, P. L., Hoffmeier, R. R., Seyfarth, R. M., y Cheney, D. L. (2006a). Behavioural and hormonal responses to predation in female chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 273(1587), 707-712. doi: 10.1098/rspb.2005.3378
- Engh, A. L., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Whitten, P. L., Hoffmeier, R. R., Seyfarth, R. M., y Cheney, D. L. (2006b). Female hierarchy instability, male immigration and infanticide increase glucocorticoid levels in female chacma baboons. *Animal Behaviour*, 71(5), 1227-1237. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.11.009
- Erb, W. M., Borries, C., Lestari, N. S., y Hodges, J. K. (2012). Annual variation in ecology and reproduction of wild Simakobu (*Simias concolor*). *International Journal of Primatology*, 33(6), 1-14. doi: 10.1007/s10764-012-9630-3
- Eshel, I., Volovik, I., y Sansone, E. (2000). On Fisher-Zahavi's handicapped sexy son. *Evolutionary Ecology Research*, 2(4), 509-523.
- Fedigan, L. M., Carnegie, S. D., y Jack, K. M. (2008). Predictors of reproductive success in female white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 137(1), 82-90. doi: 10.1002/ajpa.20848
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Clarendon: Oxford University Press.
- Fleagle, J. G. (1999). *Primate adaptation and evolution*. San Diego: Academic Press.
- Foster, R. G., y Roenneberg, T. (2008). Human responses to the geophysical daily, annual and lunar cycles. *Current Biology*, 18(17), R784-R794. doi: 10.1016/j.cub.2008.07.003
- Fox, E. A. (2002). Female tactics to reduce sexual harassment in the Sumatran orangutan (*Pongo pygmaeus abelii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(2), 93-101. doi: 10.1007/s00265-002-0495-x
- Fraser, O. N., Stahl, D., y Aureli, F. (2008). Stress reduction through consolation in chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(25), 8557-8562. doi: 10.1073/pnas.0804141105
- Freeland, W. (1976). Pathogens and the evolution of primate sociality. *Biotropica*, 8(1), 12-24.
- French, J. A., y Stribley, J. A. (1987). Synchronization of ovarian cycles within and between social groups in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*, 12(4), 469-478. doi: 10.1002/ajp.1350120403
- Fuentes, A. (2007). Social organization: social systems and the complexities in understanding the evolution of primate behavior. En C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger y S. K. Bearder (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 609-621). Oxford: Oxford University Press.
- Fürtbauer, I., Mundry, R., Heistermann, M., Schülke, O., y Ostner, J. (2011). You mate, I mate: macaque females synchronize sex not cycles. *PLoS One*, 6(10), e26144. doi: 10.1371/journal.pone.0026144
- Gattermann, R., Ulbrich, K., y Weinandy, R. (2002). Asynchrony in the estrous cycles of golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Hormones and Behavior*, 42(1), 70-77. doi: 10.1006/hbeh.2002.1800

- Gavrilets, S., Arnqvist, G., y Friberg, U. (2001). The evolution of female mate choice by sexual conflict. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 268(1466), 531-539. doi: 10.1098/rspb.2000.1382
- Gavrilets, S., y Waxman, D. (2002). Sympatric speciation by sexual conflict. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(16), 10533-10538. doi: 10.1073/pnas.152011499
- Gibson, K. N., Vick, L. G., Palma, A. C., Carrasco, F. M., Taub, D., y Ramos-Fernandez, G. (2008). Intra-community infanticide and forced copulation in spider monkeys: a multi-site comparison between Cocha Cashu, Peru and Punta Laguna, Mexico. *American Journal of Primatology*, 70(5), 485-489. doi: 10.1002/ajp.20511
- Gogarten, J. F., y Koenig, A. (2012). Reproductive seasonality is a poor predictor of receptive synchrony and male reproductive skew among nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(1), 1-12. doi: 10.1007/s00265-012-1432-2
- Greenwood, P. J. (1980). Mating system, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28(4), 1140-1162. doi: 10.1016/S0003-3472(80)80103-5
- Gumert, M. D. (2007). Payment for sex in a macaque mating market. *Animal Behaviour*, 74(6), 1655-1667. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.03.009
- Guyton, A. C., y Hall, J. E. (2006). *Textbook of medical physiology*. Philadelphia: Elsevier Saunders
- Handelmann, G., Ravizza, R., y Ray, W. J. (1980). Social dominance determines estrous entrainment among female hamsters. *Hormones and Behavior*, 14(2), 107-115. doi: 10.1016/0018-506X(80)90002-1
- Harcourt, A. H., y Stewart, K. J. (2007). *Gorilla society: compromise and cooperation between sexes*. Chicago: University of Chicago Press.
- Hemelrijk, C. K., y Ek, A. (1991). Reciprocity and interchange of grooming and 'support' in captive chimpanzees. *Animal Behaviour*, 41(6), 923-935. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80630-X
- Henzi, P., y Barrett, L. (2005). The historical socioecology of savanna baboons (*Papio hamadryas*). *Journal of Zoology*, 265(3), 215-226. doi: 10.1017/S0952836904006399
- Henzi, S. P., y Barrett, L. (1999). The value of grooming to female primates. *Primates*, 40(1), 47-59. doi: 10.1007/BF02557701
- Henzi, S. P., y Barrett, L. (2003). Evolutionary ecology, sexual conflict, and behavioral differentiation among baboon populations. *Evolutionary Anthropology*, 12(5), 217-230. doi: 10.1002/evan.10121
- Henzi, S. P., Byrne, R. W., y Whiten, A. (1992). Patterns of movement by baboons in the Drakensberg mountains: primary responses to the environment. *International Journal of Primatology*, 13(6), 601-629. doi: 10.1007/BF02551256
- Henzi, S. P., Weingrill, T., y Barrett, L. (1999). Male behaviour and the evolutionary ecology of chacma baboons. *South African Journal of Science*, 95(5), 240-242.
- Hernández-Lloreda, M. V., Colmenares, F., y Martínez-Arias, R. (2003). Application of hierarchical linear modelling to the study of trajectories of behavioural development. *Animal Behaviour*, 66(3), 607-613. doi: 10.1006/anbe.2003.2241
- Hill, R. (2005). Day length seasonally and the thermal environment. En D. K. Brockman y C. P. van Schaik (Eds.), *Seasonality in primates: studies of living and extinct human and non-human primates* (pp. 197-213). Cambridge: Cambridge University Press.
- Hill, R. A., y Dunbar, R. I. M. (2002). Climatic determinants of diet and foraging behaviour in baboons. *Evolutionary Ecology*, 16(6), 579-593. doi: 10.1023/a:1021625003597
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man*, 11(1), 1-17.
- Hinde, R. A. (1983a). Dyads embedded in a group. En R. A. Hinde (Ed.), *Primate social relationships* (pp. 128-130). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Hinde, R. A. (1983b). *Primate social relationships*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Hoelzer, G. A. (1989). The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour*, 38(6), 1067-1078. doi: 10.1016/S0003-3472(89)80146-0

REFERENCIAS

- Holland, B., y Rice, W. R. (1999). Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 96(9), 5083-5088. doi: 10.1073/pnas.96.9.5083
- Hrdy, S. B. (1979). Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*, 1(1), 13-40. doi: 10.1016/0162-3095(79)90004-9
- Hrdy, S. B. (1999). *The woman that never evolved*. Cambridge: Harvard University Press.
- Hrdy, S. B., Janson, C., y van Schaik, C. P. (1994). Infanticide: let's not throw out the baby with the bath water. *Evolutionary Anthropology*, 3(5), 151-154. doi: 10.1002/evan.1360030503
- Huchard, E., Courtiol, A., Benavides, J. A., Knapp, L. A., Raymond, M., y Cowlshaw, G. (2009). Can fertility signals lead to quality signals? Insights from the evolution of primate sexual swellings. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 276(1663), 1889-1897. doi: 10.1098/rspb.2008.1923
- Huchard, E., y Cowlshaw, G. (2011). Female-female aggression around mating: an extra cost of sociality in a multimale primate society. *Behavioral Ecology*, 22(5), 1003-1011. doi: 10.1093/beheco/arr083
- Hutchins, M., y Baresh, D. P. (1976). Grooming in primates: implications for its utilitarian function. *Primates*, 17(2), 145-150. doi: 10.1007/BF02382848
- Ims, R. A. (1990). The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends in Ecology and Evolution*, 5(5), 135-140. doi: 10.1016/0169-5347(90)90218-3
- Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2(2), 143-155. doi: 10.1093/beheco/2.2.143
- Isbell, L. A. (2004). Is there no place like home? Ecological bases of female dispersal and philopatry and their consequences for the formation of kin groups. En B. Chapais y C. M. Berman (Eds.), *Kinship and behavior in primates* (pp. 71-108). Oxford: Oxford University Press.
- Isbell, L. A., y Van Vuren, D. (1996). Differential costs of locational and social dispersal and their consequences for female group-living primates. *Behaviour*, 133(1), 1-36. doi: 10.1163/156853996X00017
- Isbell, L. A., y Young, T. P. (2002). Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour*, 139(2), 177-202. doi: 10.1163/156853902760102645
- Iwasa, Y., y Pomiankowski, A. (1999). Good parent and good genes models of handicap evolution. *Journal of Theoretical Biology*, 200(1), 97-109. doi: 10.1006/jtbi.1999.0979
- Janson, C., y Verdolin, J. (2005). Seasonality of primate births in relation to climate. En D. K. Brockman y C. P. van Schaik (Eds.), *Seasonality in primates: studies of living and extinct human and non-human primates* (pp. 307-350). Cambridge: Cambridge University Press.
- Janson, C. H. (2000). Primate socio-ecology: the end of a golden age. *Evolutionary Anthropology*, 9(2), 73-86. doi: 10.1002/(SICI)1520-6505(2000)9:2<73::AID-EVAN2>3.0.CO;2-X
- Jones, A. G., y Ratterman, N. L. (2009). Mate choice and sexual selection: what have we learned since Darwin? *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 106(Supplement 1), 10001-10008. doi: 10.1073/pnas.0901129106#sthash.iarWvbAx.dpuf
- Jönsson, K. I. (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, 78, 57-66.
- Kahlenberg, S. M., Emery Thompson, M., Muller, M. N., y Wrangham, R. W. (2008a). Immigration cost for female chimpanzees and male protection as an immigrant counterstrategy to

- intrasexual aggression. *Animal Behaviour*, 76(5), 1497-1509. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.05.029
- Kahlenberg, S. M., Emery Thompson, M., y Wrangham, R. W. (2008b). Female competition over core areas in *Pan troglodytes schweinfurthii*, Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, 29(4), 931-947. doi: 10.1007/s10764-008-9276-3
- Kappeler, P. M., Pereira, M. E., y van Schaik, C. P. (2003). Primate life histories and socioecology. En P. M. Kappeler y M. E. Pereira (Eds.), *Primate life histories and socioecology* (pp. 1-23). Chicago: University of Chicago Press.
- Kappeler, P. M., y van Schaik, C. P. (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23(4), 707-740. doi: 10.1023/A:1015520830318
- Kappeler, P. M., y van Schaik, C. P. (2004). Sexual selection in primates: review and selective preview. En P. M. Kappeler y C. P. van Schaik (Eds.), *Sexual selection in primates: new and comparative perspectives* (pp. 3-23). Cambridge: Cambridge University Press.
- Karapanou, O., y Papadimitriou, A. (2010). Determinants of menarche. *Reproductive Biology and Endocrinology*, 8, 115-122. doi: 10.1186/1477-7827-8-115
- King, A. J., y Cowlshaw, G. (2009). All together now: behavioural synchrony in baboons. *Animal Behaviour*, 78(6), 1381-1387. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.09.009
- Kirkpatrick, M. (1982). Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution*, 36(1), 1-12.
- Kirkpatrick, M. (1996). Good genes and direct selection in the evolution of mating preferences. *Evolution*, 2125-2140.
- Kirkpatrick, M., y Ryan, M. J. (1991). The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350(6313), 33-38. doi: 10.1038/350033a0
- Kitchen, D. M., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Cheney, D. L., Crockford, C., Engh, A. L., Fisher, J., Seyfarth, R. M., y Wittig, R. M. (2009). The causes and consequences of male aggression directed at female chacma baboons. En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 129-156). Cambridge: Harvard University Press.
- Knapp, A. K., y Smith, M. D. (2001). Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 291(5503), 481-484. doi: 10.1126/science.291.5503.481
- Knott, C. D. (2005). Energetic responses to food availability in the great apes: implications for hominin evolution. En D. K. Brockman y C. P. van Schaik (Eds.), *Seasonality in primates: studies of living and extinct human and non-human primates* (pp. 351-378). Cambridge: Cambridge University Press.
- Knott, C. D. (2009). Orangutans: sexual coercion without sexual violence. En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 81-111). Cambridge: Harvard University Press.
- Knott, C. D., Emery Thompson, M., Stumpf, R. M., y McIntyre, M. H. (2010). Female reproductive strategies in orangutans, evidence for female choice and counterstrategies to infanticide in a species with frequent sexual coercion. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 277(1678), 105-113. doi: 10.1098/rspb.2009.1552
- Kokko, H. (2005). Treat 'em mean, keep 'em (sometimes) keen: evolution of female preferences for dominant and coercive males. *Evolutionary Ecology*, 19(2), 123-135. doi: 10.1007/s10682-004-7919-1
- Kokko, H., y Brooks, R. (2003). Sexy to die for? Sexual selection and the risk of extinction. *Annales Zoologici Fennici*, 40(2), 207-219.
- Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M. D., y Morley, J. (2003). The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 270(1515), 653-664. doi: 10.1098/rspb.2002.2235

REFERENCIAS

- Kokko, H., Brooks, R., McNamara, J. M., y Houston, A. I. (2002). The sexual selection continuum. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 269(1498), 1331-1340. doi: 10.1098/rspb.2002.2020
- Krause, J., y Ruxton, G. D. (2002). *Living in groups*. Oxford: Oxford University Press.
- Krebs, J. R., y Davies, N. B. (1993). *An introduction to behavioural ecology*. Oxford: Blackwell Scientific.
- Kummer, H. (1968). *Social organization in hamadryas baboons*. Chicago: University of Chicago Press.
- Kummer, H. (1975). *Rules of dyad and group formation among captive gelada baboons (Theropithecus gelada)*. Artículo presentado en Proceedings from the symposia of the fifth congress of the international primatological society, Tokyo.
- Kummer, H. (1979). On the value of social relationships to nonhuman primates: a heuristic scheme. En M. von Cranach, K. Foppa, W. Lepenies y D. Ploog (Eds.), *Human ethology: claims and limits of a new discipline* (pp. 381-395). Cambridge: Cambridge University Press.
- Kummer, H. (1990). *The social system of hamadryas baboons and its presumable evolution*. Artículo presentado en Baboons: behaviour and ecology, Brasilia.
- Kummer, H. (1995). *In quest of the sacred baboon: a scientist's journey*. Princeton: Princeton University Press.
- Kummer, H., Banaja, A. A., Abo-Khatwa, A. N., y Ghandour, A. M. (1985). Differences in social behavior between Ethiopian and Arabian hamadryas baboons. *Folia Primatologica*, 45(1), 1-8. doi: 10.1159/000156187
- Kvarnemo, C., y Ahnesjö, I. (1996). The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(10), 404-408. doi: 10.1016/0169-5347(96)10056-2
- Lancaster, J. B., y Lee, R. B. (1965). The annual reproductive cycle in monkeys and apes. En I. de Vore (Ed.), *Primate behavior: field studies of monkeys and apes* (pp. 486-513). New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Lande, R. (1981). Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 78(6), 3721-3725.
- Leinfelder, I., de Vries, H., Deleu, R., y Nelissen, M. (2001). Rank and grooming reciprocity among females in a mixed-sex group of captive hamadryas baboons. *American Journal of Primatology*, 55(1), 25-42. doi: 10.1002/ajp.1036
- Lemasson, A., Palombit, R. A., y Jubin, R. (2008). Friendships between males and lactating females in a free-ranging group of olive baboons (*Papio hamadryas anubis*): evidence from playback experiments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(6), 1027-1035. doi: 10.1007/s00265-007-0530-z
- Lessells, C. M. (1999). Sexual conflict in animals. En L. Keller (Ed.), *Levels of selection in evolution* (pp. 75-99). Princeton: Princeton University Press.
- Lessells, C. M. (2006). The evolutionary outcome of sexual conflict. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 361(1466), 301-317. doi: 10.1098/rstb.2005.1795
- Lewis, R. J., y Kappeler, P. M. (2005a). Are Kirindy sifaka capital or income breeders? It depends. *American Journal of Primatology*, 67(3), 365-369. doi: 10.1002/ajp.20190
- Lewis, R. J., y Kappeler, P. M. (2005b). Seasonality, body condition, and timing of reproduction in *Propithecus verreauxi verreauxi* in the Kirindy Forest. *American Journal of Primatology*, 67(3), 347-364. doi: 10.1002/ajp.20187
- Lindburg, D. G. (1987). Seasonality and reproduction in primates. En G. Mitchell y J. Erwin (Eds.), *Comparative primate biology: behavior, cognition and motivation* (Vol. 2B, pp. 167-218). New York: Alan R. Liss.

- Lindenfors, P. (2002). Sexually antagonistic selection on primate size. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(4), 595-607. doi: 10.1046/j.1420-9101.2002.00422.x
- Link, A., Di Fiore, A., y Spehar, S. N. (2009). Female-directed aggression and social control in spider monkeys. En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 157-183). Cambridge: Harvard University Press.
- Lycett, J. E., Weingrill, T., y Henzi, S. P. (1999). Birth patterns in Drakensberg Mountain baboons (*Papio cynocephalus ursinus*). *South African Journal of Science*, 95(8), 354-356.
- Manson, J. H. (2007). Mate choice. En C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger y S. K. Bearder (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 447-463). Oxford: Oxford University Press.
- Matsumoto-Oda, A., Hamai, M., Hayaki, H., Hosaka, K., Hunt, K., Kasuya, E., Kawanaka, K., Mitani, J., Takasaki, H., y Takahata, Y. (2007). Estrus cycle asynchrony in wild female chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(5), 661-668. doi: 10.1007/s00265-006-0287-9
- McClintock, M. K. (1971). Menstrual synchrony and suppression. *Nature*, 229(5282), 244-245. doi: 10.1038/229244a0
- McClintock, M. K. (1978). Estrous synchrony and its mediation by airborne chemical communication (*Rattus norvegicus*). *Hormones and Behavior*, 10(3), 264-276. doi: 10.1016/0018-506X(78)90071-5
- McClintock, M. K. (1998). Whither menstrual synchrony? *Annual Review of Sex Research*, 9(1), 77-95. doi: 10.1080/10532528.1998.10559927
- Mead, L. S., y Arnold, S. J. (2004). Quantitative genetic models of sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(5), 264-271. doi: 10.1016/j.tree.2004.03.003
- Møller, A., y Jennions, M. (2001). How important are direct fitness benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften*, 88(10), 401-415. doi: 10.1007/s001140100255
- Monfort, S. L., Bush, M., y Wildt, D. E. (1996). Natural and induced ovarian synchrony in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *Biology of Reproduction*, 55(4), 875-882. doi: 10.1095/biolreprod55.4.875
- Moore, J. (1984). Female transfer in primates. *International Journal of Primatology*, 5(6), 537-589. doi: 10.1007/BF02692285
- Mori, U., y Dunbar, R. I. M. (1985). Changes in the reproductive condition of female gelada baboons following the takeover of one-male units. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 67(1-4), 215-224. doi: 10.1111/j.1439-0310.1985.tb01390.x
- Muller, M. N., Emery Thompson, M., Kahlenberg, S. M., y Wrangham, R. W. (2011). Sexual coercion by male chimpanzees shows that female choice may be more apparent than real. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(5), 921-933. doi: 10.1007/s00265-010-1093-y
- Muller, M. N., Kahlenberg, S. M., Emery Thompson, M., y Wrangham, R. W. (2007). Male coercion and the costs of promiscuous mating for female chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 274(1612), 1009-1014. doi: 10.1098/rspb.2006.0206
- Muller, M. N., Kahlenberg, S. M., y Wrangham, R. W. (2009a). Male aggression against females and sexual coercion in chimpanzees. En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 184-217). Cambridge: Harvard University Press.
- Muller, M. N., Kahlenberg, S. M., y Wrangham, R. W. (2009b). Male aggression and sexual coercion of females in primates. En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 3-22). Cambridge: Harvard University Press.

REFERENCIAS

- Muller, M. N., y Wrangham, R. W. (2009). *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females*. Cambridge: Harvard University Press.
- Newman, T. K., Jolly, C. J., y Rogers, J. (2004). Mitochondrial phylogeny and systematics of baboons (*Papio*). *American Journal of Physical Anthropology*, 124(1), 17-27. doi: 10.1002/ajpa.10340
- Nitsch, F., Stueckle, S., Stahl, D., y Zinner, D. (2011). Copulation patterns in captive hamadryas baboons: a quantitative analysis. *Primates*, 52(4), 373-383. doi: 10.1007/s10329-011-0258-2
- Norton, G. W., Rhine, R. J., Wynn, G. W., y Wynn, R. D. (1987). Baboon diet: a five-year study of stability and variability in the plant feeding and habitat of the yellow baboons (*Papio cynocephalus*) of Mikumi National Park, Tanzania. *Folia Primatologica*, 48(1-2), 78-120. doi: 10.1159/000156287
- Nunn, C. L. (1999a). The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signal hypothesis. *Animal Behaviour*, 58(2), 229-246. doi: 10.1006/anbe.1999.1159
- Nunn, C. L. (1999b). The number of males in primate social groups: a comparative test of the socioecological model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46(1), 1-13. doi: 10.1007/s002650050586
- Nunn, C. L., y van Schaik, C. P. (2000). Social evolution in primates: the relative roles of ecology and intersexual conflict. En C. P. van Schaik y C. H. Janson (Eds.), *Infanticide by males and its implications* (pp. 388-419). Cambridge: Cambridge University Press.
- Ostner, J., Nunn, C. L., y Schülke, O. (2008). Female reproductive synchrony predicts skewed paternity across primates. *Behavioral Ecology*, 19(6), 1150-1158. doi: 10.1093/beheco/arn093
- Overdorff, D., y Parga, J. (2007). The new era of primate socioecology: ecology and intersexual conflict. En C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger y S. K. Bearder (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 466-482). Oxford: Oxford University Press.
- Pagel, M. (1994). The evolution of conspicuous oestrous advertisement in Old World monkeys. *Animal Behaviour*, 47(6), 1333-1341. doi: 10.1006/anbe.1994.1181
- Palombit, R. A. (1999). Infanticide and the evolution of pair bonds in nonhuman primates. *Evolutionary Anthropology*, 7(4), 117-129. doi: 10.1002/(SICI)1520-6505(1999)7:4<117::AID-EVAN2>3.0.CO;2-O
- Palombit, R. A. (2000). Infanticide and the evolution of male-female bonds in animals. En C. P. van Schaik y C. H. Janson (Eds.), *Infanticide by males and its implications* (pp. 239-268). Cambridge: Cambridge University Press.
- Palombit, R. A. (2003). Male infanticide in wild savanna baboons: adaptive significance and intraspecific variation. En C. B. Jones (Ed.), *Sexual selection and reproductive competition in primates: new perspectives and directions* (pp. 3-47). Norman, OK: The American Society of Primatologists.
- Palombit, R. A. (2009). "Friendship" with males: a female counterstrategy to infanticide in chama baboons of the Okavango Delta. En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 377-409). Cambridge: Harvard University Press.
- Palombit, R. A., Seyfarth, R. M., y Cheney, D. L. (1997). The adaptive value of "friendships" to female baboons: experimental and observational evidence. *Animal Behaviour*, 54(3), 599-614. doi: 10.1006/anbe.1996.0457
- Parga, J. A., y Henry, A. R. (2008). Male aggression during mating: evidence for sexual coercion in a female dominant primate? *American Journal of Primatology*, 70(12), 1187-1190. doi: 10.1002/ajp.20609
- Parker, G. A. (1970). Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45(4), 525-567. doi: 10.1111/j.1469-185X.1970.tb01176.x

- Parker, G. A. (1979). Sexual selection and sexual conflict. En M. S. Blum y N. A. Blum (Eds.), *Sexual selection and reproductive competition in insects* (pp. 123-166). New York: Academic Press.
- Parker, G. A. (1998). Sperm competition and the evolution of the ejaculates: towards a theory base. En T. R. Birkhead y A. P. Moller (Eds.), *Sperm competition and sexual selection* (pp. 3-54). San Diego: Academic Press.
- Parker, G. A. (2006). Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 361(1466), 235-259. doi: 10.1098/rstb.2005.1785
- Parker, G. A., y Partridge, L. (1998). Sexual conflict and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 353(1366), 261-274. doi: 10.1098/rstb.1998.0208
- Paul, A. (2002). Sexual selection and mate choice. *International Journal of Primatology*, 23(4), 877-904. doi: 10.1023/A:1015533100275
- Pereira, M. E. (1991). Asynchrony within estrous synchrony among ringtailed lemurs (Primates: Lemuridae). *Physiology and Behavior*, 49(1), 47-52. doi: 10.1016/0031-9384(91)90228-G
- Pines, M., y Swedell, L. (2011). Not without a fair fight: failed abductions of females in wild hamadryas baboons. *Primates*, 52(3), 249-252. doi: 10.1007/s10329-011-0242-x
- Poikonen, T., Koskela, E., Mappes, T., y Mills, S. C. (2008). Infanticide in the evolution of reproductive synchrony: effects on reproductive success. *Evolution*, 62(3), 612-621. doi: 10.1111/j.1558-5646.2007.00293.x
- Polo, P., y Colmenares, F. (2012). Behavioural processes in social context: female abductions, male herding and female grooming in hamadryas baboons. *Behavioural Processes*, 90(2), 238-245. doi: 10.1016/j.beproc.2012.02.004
- Polo, P., Hernández-Lloreda, M. V., y Colmenares, F. (submitted). Male takeovers are reproductively costly to females in hamadryas baboons: male coercion, male competition and female competition?
- Prendergast, B. J., Nelson, R. J., y Zucker, I. (2002). Mammalian seasonal rhythms: behavior and neuroendocrine substrates. En W. P. Donald, P. A. Arthur, E. F. Susan, M. E. Anne y T. R. Robert (Eds.), *Hormones, brain and behavior* (pp. 93-156). San Diego: Academic Press.
- Pruetz, J. D. (2007). Evidence of cave use by savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal: implications for thermoregulatory behavior. *Primates*, 48(4), 316-319. doi: 10.1007/s10329-007-0038-1
- Pusey, A., y Packer, C. (1987). Dispersal and philopatry. En B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate societies* (pp. 250-266). Chicago: Chicago University Press.
- Rah, J. H., Shamim, A. A., Arju, U. T., Labrique, A. B., Rashid, M., y Christian, P. (2009). Age of onset, nutritional determinants, and seasonal variations in menarche in rural Bangladesh. *Journal of Health, Population, and Nutrition*, 27(6), 802-807.
- Rasmussen, D. (1985). A comparative study of breeding seasonality and litter size in eleven taxa of captive lemurs (*Lemur* and *Varecia*). *International Journal of Primatology*, 6(5), 501-517. doi: 10.1007/bf02735573
- Reeve, H. K., Emlen, S. T., y Keller, L. (1998). Reproductive sharing in animal societies: reproductive incentives or incomplete control by dominant breeders? *Behavioral Ecology*, 9(3), 267-278. doi: 10.1093/beheco/9.3.267
- Rhen, T. (2000). Sex-limited mutations and the evolution of sexual dimorphism. *Evolution*, 54(1), 37-43. doi: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb00005.x
- Rhine, R. J., Wasser, S. K., y Norton, G. W. (1988). Eight-year study of social and ecological correlates of mortality among immature baboons of Mikumi National Park, Tanzania. *American Journal of Primatology*, 16(3), 199-212. doi: 10.1002/ajp.1350160303

REFERENCIAS

- Rice, W. R. (1984). Sex chromosomes and the evolution of sexual dimorphism. *Evolution*, 38(4), 735-742.
- Rice, W. R. (1996). Sexually antagonistic male adaption triggered by experimental arrest of female evolution. *Nature*, 381(6579), 232-234. doi: 10.1038/381232a0
- Rice, W. R. (2000). Dangerous liaisons. [Commentary]. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 97(24), 12953-12955. doi: 10.1073/pnas.97.24.12953
- Rice, W. R., y Chippindale, A. K. (2001). Intersexual ontogenetic conflict. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(5), 685-693. doi: 10.1046/j.1420-9101.2001.00319.x
- Rice, W. R., y Holland, B. (1997). The enemies within: intergenomic conflict, interlocus contest evolution (ICE), and the intraspecific Red Queen. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(1), 1-10. doi: 10.1007/s002650050357
- Richard, A. F., Dewar, R. E., Schwartz, M., y Ratsirarson, J. (2000). Mass change, environmental variability and female fertility in wild *Propithecus verreauxi*. *Journal of Human Evolution*, 39(4), 381-391. doi: 10.1006/jhev.2000.0427
- Ridley, M. (1986). The number of males in a primate troop. *Animal Behaviour*, 34(6), 1848-1858. doi: 10.1016/S0003-3472(86)80271-8
- Robbins, A. M., Stoinski, T. S., Fawcett, K. A., y Robbins, M. M. (2009). Does dispersal cause reproductive delays in female mountain gorillas? *Behaviour*, 146(4), 525-549. doi: 10.1163/156853909X426354
- Robbins, M. M. (2009). Male aggression against females in mountain gorillas: courtship or coercion? En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 112-127). Cambridge: Harvard University Press.
- Robbins, M. M. (2011). Gorillas, diversity in ecology and behavior. En C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, S. K. Bearder y R. M. Stumpf (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 326-339). Oxford: Oxford University Press.
- Roberts, E. K., Lu, A., Bergman, T. J., y Beehner, J. C. (2012). A Bruce effect in wild geladas. *Science* 335(6073), 1222-1225. doi: 10.1126/science.1213600
- Romero, M. T., y Colmenares, F. (2003). Conflict management strategies of aggressors in a colony of baboons (*Papio hamadryas*): post-conflict affiliation and aggression and time-sharing [Abstract]. *Folia Primatologica*, 74(4), 217-218. doi: 10.1159/000072695
- Rowell, T. E. (1993). Reification of social systems. *Evolutionary Anthropology*, 2(4), 135-137.
- Sapolsky, R. M. (2005). The influence of social hierarchy on primate health. *Science*, 308(5722), 648-652. doi: 10.1126/science.1106477
- Schank, J. C. (1997). Problems with dimensionless measurement models of synchrony in biological systems. *American Journal of Primatology*, 41(2), 65-85. doi: 10.1002/(sici)1098-2345(1997)41:2<65::aid-ajp1>3.0.co;2-x
- Schank, J. C. (2001a). Measurement and cycle variability: reexamining the case for ovarian-cycle synchrony in primates. *Behavioural Processes*, 56(3), 131-146. doi: 10.1016/S0376-6357(01)00194-2
- Schank, J. C. (2001b). Menstrual-cycle synchrony: problems and new directions for research. *Journal of Comparative Psychology*, 115(1), 3-15. doi: 10.1037/0735-7036.115.1.3
- Schank, J. C. (2001c). Oestrous and birth synchrony in Norway rats, *Rattus norvegicus*. *Animal Behaviour*, 62(3), 409-415. doi: 10.1006/anbe.2001.1757
- Schank, J. C. (2004). Avoiding synchrony as a strategy of female mate choice. *Nonlinear Dynamics, Psychology, and Life Sciences*, 8(2), 147-176.
- Schank, J. C., y McClintock, M. K. (1997). Ovulatory pheromone shortens ovarian cycles of female rats living in olfactory isolation. *Physiology and Behavior*, 62(4), 899-904. doi: 10.1016/S0031-9384(97)00260-6

- Schino, G. (2007). Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behavioral Ecology*, 18(1), 115-120. doi: 10.1093/beheco/arl045
- Schreier, A. L., y Swedell, L. (2009). The fourth level of social structure in a multi-level society: ecological and social functions of clans in hamadryas baboons. *American Journal of Primatology*, 71(11), 948-955. doi: 10.1002/ajp.20736
- Schwibbe, M., Zinner, D., y Klensang, H. (1992). *Factors and effects of the synchronization of the reproductive cycle of hamadryas baboons (Papio hamadryas)*. Artículo presentado en Congress of the International Primatological Society.
- Setchell, J. M. (2008). Alternative reproductive tactics in primates. En R. F. Oliveira, M. Taborsky y H. J. Brockmann (Eds.), *Alternative reproductive tactics* (pp. 373-398). Cambridge: Cambridge University Press.
- Setchell, J. M., y Kappeler, P. M. (2003). Selection in relation to sex in primates. *Advances in the Study of Behavior*, 33, 87-173. doi: 10.1016/S0065-3454(03)33003-7
- Setchell, J. M., Kendal, J., y Tynieć, P. (2011). Do non-human primates synchronise their menstrual cycles? A test in mandrills. *Psychoneuroendocrinology*, 36(1), 51-59. doi: 10.1016/j.psyneuen.2010.06.004
- Seyfarth, R. M., y Cheney, D. L. (2012). The evolutionary origins of friendship. *Annual Review of Psychology*, 63(1), 153-177. doi: 10.1146/annurev-psych-120710-100337
- Shaikh, A. A., Celaya, C. L., Gomez, I., y Schaik, S. A. (1982). Temporal relationship of hormonal peaks to ovulation and sex skin deturgescence in the baboon. *Primates*, 23(3), 444-452. doi: 10.1007/BF02381326
- Shutt, K., MacLarnon, A. M., Heistermann, M., y Semple, S. (2007). Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biology letters*, 3(3), 231-233. doi: 10.1098/rsbl.2007.0052
- Sicotte, P. (2002). The function of male aggressive displays towards females in mountain gorillas. *Primates*, 43(4), 277-289. doi: 10.1007/BF02629603
- Sigg, H. (1980). Differentiation of females positions in hamadryas one-male-units. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 53(3), 265-302. doi: 10.1111/j.1439-0310.1980.tb01054.x
- Sigg, H., Stolba, A., Abegglen, J.-J., y Dasser, V. (1982). Life history of hamadryas baboons: physical development, infant mortality, reproductive parameters and family relationships. *Primates*, 23(4), 473-487. doi: 10.1007/BF02373959
- Silk, J. B. (2002). Using the 'F'-word in primatology. *Behaviour*, 139(2), 421-446. doi: 10.1163/156853902760102735
- Silk, J. B. (2007). Social components of fitness in primate groups. *Science*, 317(5843), 1347-1351. doi: 10.1126/science.1140734
- Silk, J. B., Alberts, S. C., y Altmann, J. (2003). Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science*, 302(5648), 1231-1234. doi: 10.1126/science.1088580
- Silk, J. B., Altmann, J., y Alberts, S. C. (2006). Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(2), 183-195. doi: 10.1007/s00265-006-0249-2
- Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., y Cheney, D. L. (2009). The benefits of social capital: close social bonds among female baboons enhance offspring survival. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 276(1670), 3099-3104. doi: 10.1098/rspb.2009.0681
- Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., y Cheney, D. L. (2010). Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Current Biology*, 20(15), 1359-1361. doi: 10.1016/j.cub.2010.05.067
- Silk, J. B., y Strum, S. C. (2010). Maternal condition does not influence birth sex ratios in anubis baboons (*Papio anubis*). *PLoS One*, 5(9), e12750. doi: 10.1371/journal.pone.0012750

- Slater, K., Schaffner, C., y Aureli, F. (2008). Female-directed male aggression in wild *Ateles geoffroyi yucatanensis*. *International Journal of Primatology*, 29(6), 1657-1669. doi: 10.1007/s10764-008-9311-4
- Small, M. F. (1988). Female primate sexual behavior and conception: are there really sperm to spare? *Current Anthropology*, 29(1), 81-100.
- Smith, D. G., Kanthaswamy, S., Disbrow, M., y Wagner, J. L. (1999). Reconstruction of parentage in a band of captive hamadryas baboons. *International Journal of Primatology*, 20(3), 415-429. doi: 10.1023/A:1020504905350
- Smuts, B., y Nicolson, N. (1989). Reproduction in wild female olive baboons. *American Journal of Primatology*, 19(4), 229-246. doi: 10.1002/ajp.1350190405
- Smuts, B. B. (1985). *Sex and friendship in baboons*. New York: Aldine.
- Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., y Struhsaker, T. T. (1987). *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press.
- Smuts, B. B., y Smuts, R. W. (1993). Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications. *Advances in the Study of Behavior*, 22, 1-63. doi: 10.1016/S0065-3454(08)60404-0
- Snaith, T. V., y Chapman, C. A. (2007). Primate group size and interpreting socioecological models: do folivores really play by different rules? *Evolutionary Anthropology*, 16(3), 94-106. doi: 10.1002/evan.20132
- Snijders, T. A. B., y Bosker, R. J. (2003). *Multilevel analysis: an introduction to basic and advanced multilevel modeling*. London: SAGE Publications Ltd.
- Soltis, J., Mitsunaga, F., Shimizu, K., Yanagihara, Y., y Nozaki, M. (1997). Sexual selection in Japanese macaques I: female mate choice or male sexual coercion? *Animal Behaviour*, 54(3), 725-736. doi: 10.1006/anbe.1997.0567
- Stammbach, E., y Kummer, H. (1982). Individual contributions to a dyadic interaction: an analysis of baboon grooming. *Animal Behaviour*, 30(4), 964-971. doi: 10.1016/S0003-3472(82)80184-X
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press
- Steenbeek, R. (2000). Infanticide by males and female choice in wild Thomas's langurs. En C. P. van Schaik y C. H. Janson (Eds.), *Infanticide by males and its implications* (pp. 153-177). Cambridge: Cambridge University Press.
- Stelzner, J. K. (1988). Thermal effects on movement patterns of yellow baboons. *Primates*, 29(1), 91-105. doi: 10.1007/BF02380852
- Stephens, P. A., Boyd, I. L., McNamara, J. M., y Houston, A. I. (2009). Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology*, 90(8), 2057-2067. doi: 10.1890/08-1369.1
- Sterck, E. H. M., y Korstjens, A. H. (2000). Female dispersal and infanticide avoidance in primates. En C. P. van Schaik y C. H. Janson (Eds.), *Infanticide by males and its implications* (pp. 293-321). Cambridge: Cambridge University Press.
- Sterck, E. H. M., Watts, D. P., y van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(5), 291-309. doi: 10.1007/s002650050390
- Sterck, E. H. M., Willems, E. P., van Hooff, J. A. R. A. M., y Wich, S. (2005). Female dispersal, inbreeding avoidance and mate choice in Thomas langurs (*Presbytis thomasi*). *Behaviour*, 142(7), 845-868. doi: 10.1163/1568539055010093
- Stern, K., y McClintock, M. K. (1998). Regulation of ovulation by human pheromones. *Nature*, 392(6672), 177-179. doi: 10.1038/32408
- Stockley, P., y Bro-Jørgensen, J. (2011). Female competition and its evolutionary consequences in mammals. *Biological Reviews*, 86(2), 341-366. doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00149.x

- Stokes, E. J., Parnell, R. J., y Olejniczak, C. (2003). Female dispersal and reproductive success in wild western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(4), 329-339. doi: 10.1007/s00265-003-0630-3
- Strassmann, B. I. (1997). The biology of menstruation in *Homo sapiens*: total lifetime menses, fecundity, and nonsynchrony in a natural-fertility population. *Current Anthropology*, 38(1), 123-129.
- Strassmann, B. I. (1999). Menstrual synchrony pheromones: cause for doubt. *Human Reproduction*, 14(3), 579-580. doi: 10.1093/humrep/14.3.579
- Strier, K. B. (1994). Myth of the typical primate. *Yearbook of Physical Anthropology*, 37(Supplement S19), 233-271. doi: 10.1002/ajpa.1330370609
- Struhsaker, T. T. (1969). Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. *Folia primatologica*, 11(1), 80-118. doi: 10.1159/000155259
- Stumpf, R. (2011). Chimpanzees and bonobos: inter-and intraspecies diversity. En C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, S. K. Bearder y R. M. Stumpf (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 340-356). Oxford: Oxford University Press.
- Stumpf, R. M., y Boesch, C. (2005). Does promiscuous mating preclude female choice? Female sexual strategies in chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) of the Tai National Park, Cote d'Ivoire. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(5), 511-524. doi: 10.1007/s00265-004-0868-4
- Stumpf, R. M., y Boesch, C. (2010). Male aggression and sexual coercion in wild West African chimpanzees, *Pan troglodytes verus*. *Animal Behaviour*, 79(2), 333-342. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.11.008
- Stumpf, R. M., Martinez-Mota, R., Milich, K. M., Righini, N., y Shattuck, M. R. (2011). Sexual conflict in primates. *Evolutionary Anthropology*, 20(2), 62-75. doi: 10.1002/evan.20297
- Sussman, R. W., Cheverud, J. M., y Bartlett, T. Q. (1995). Infant killing as an evolutionary strategy: reality or myth? *Evolutionary Anthropology*, 3(5), 149-151. doi: 10.1002/evan.1360030502
- Sussman, R. W., y Garber, P. A. (2007). Cooperation and competition in primate social interactions. En C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger y S. K. Bearder (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 636-651). Oxford: Oxford University Press.
- Sussman, R. W., Garber, P. A., y Cheverud, J. M. (2005). Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *American Journal of Physical Anthropology*, 128(1), 84-97. doi: 10.1002/ajpa.20196
- Swedell, L. (2000). Two takeovers in wild hamadryas baboons. *Folia Primatologica*, 71(3), 169-172. doi: 10.1159/000021736
- Swedell, L. (2002). Affiliation among females in wild hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*). *International Journal of Primatology*, 23(6), 1205-1226. doi: 10.1023/A:1021170703006
- Swedell, L. (2006). *Strategies of sex and survival in hamadryas baboons: through a female lens*. Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice Hall.
- Swedell, L. (2011). African papionins: diversity of social organization and ecological flexibility. En C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. Mackinnon, S. K. Bearder y R. M. Stumpf (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 241-277). Oxford: Oxford University Press.
- Swedell, L., y Saunders, J. (2006). Infant mortality, paternity certainty, and female reproductive strategies in hamadryas baboons. En L. Swedell y S. R. Leigh (Eds.), *Reproduction and fitness in baboons: behavioral, ecological, and life history perspectives* (pp. 19-51). New York: Springer.
- Swedell, L., Saunders, J., Schreier, A., Davis, B., Tesfaye, T., y Pines, M. (2011). Female "dispersal" in hamadryas baboons: transfer among social units in a multilevel society. *American Journal of Physical Anthropology*, 145(3), 360-370. doi: 10.1002/ajpa.21504

- Swedell, L., y Schreier, A. (2009). Male aggression towards females in hamadryas baboons: conditioning, coercion, and control. En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 244-268). Cambridge: Harvard University Press.
- Swedell, L., y Tesfaye, T. (2003). Infant mortality after takeovers in wild Ethiopian hamadryas baboons. *American Journal of Primatology*, 60(3), 113-118. doi: 10.1002/ajp.10096
- Swedell, L., y Woolley-Barker, T. (2001). Dispersal and philopatry in hamadryas baboons: a re-evaluation based on behavioral and genetic evidence. [Abstract]. *American Journal of Physical Anthropology* 114(Supplement 32), 146. doi: 10.1002/ajpa.1039
- Tavares, C. H. F., Barbieri, M. A., Bettiol, H., Barbieri, M. R., y De Souza, L. (2004). Monthly distribution of menarche among schoolgirls from a municipality in Southeastern Brazil. *American Journal of Human Biology*, 16(1), 17-23. doi: 10.1002/ajhb.10228
- Tecot, S. (2010). It's all in the timing: birth seasonality and infant survival in *Eulemur rubriventer*. *International Journal of Primatology*, 31(5), 715-735. doi: 10.1007/s10764-010-9423-5
- Teichroeb, J. A., y Sicotte, P. (2010). The function of male agonistic displays in ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*): male competition, female mate choice or sexual coercion? *Ethology*, 116(4), 366-380. doi: 10.1111/j.1439-0310.2010.01752.x
- Teichroeb, J. A., Wikberg, E. C., y Sicotte, P. (2009). Female dispersal patterns in six groups of ursine colobus (*Colobus vellerosus*): infanticide avoidance is important. *Behaviour*, 146, 4(5), 551-582. doi: 10.1163/156853909X426363
- Terborgh, J., y Janson, C. H. (1986). The socioecology of primate groups. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 111-136.
- Thornhill, R. (1983). Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American Naturalist*, 122(6), 765-788.
- Tobler, R., Pledger, S., y Linklater, W. (2010). No evidence for ovarian synchrony or asynchrony in hamadryas baboons. *Animal Behaviour*, 80(5), 829-837. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.07.018
- Tregenza, T., Wedell, N., y Chapman, T. (2006). Introduction. Sexual conflict: a new paradigm? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 361(1466), 229-234. doi: 10.1098/rstb.2005.1796
- Trivers, R. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man 1871-1971* (pp. 136-179). Chicago: Aldine-Atherton.
- Tutin, C. E. G. (1994). Reproductive success story: variability among chimpanzees and comparisons with gorillas. En R. W. Wrangham, W. C. McGrew, F. B. M. de Waal y P. G. Heltne (Eds.), *Chimpanzees culture* (pp. 181-194). Cambridge: Harvard University Press.
- Van Horn, R. N. (1975). Primate breeding season: photoperiodic regulation in captive *Lemur catta*. *Folia Primatologica*, 24(2-3), 203-220. doi: 10.1159/000155690
- van Noordwijk, M. A., y van Schaik, C. P. (2000). Reproductive patterns in eutherian mammals: adaptations against infanticide *Infanticide by males and its implications* (pp. 322-360). Cambridge: Cambridge University Press.
- van Schaik, C. P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. En V. Standen y G. R. A. Foley (Eds.), *Comparative socioecology, the behavioural ecology of humans and other mammals* (pp. 195-218). Oxford: Blackwell.
- van Schaik, C. P. (1996). Social evolution in primates: the role of ecological factors and male behaviour. *Proceedings of the British Academy*, 88, 9-31.
- van Schaik, C. P. (2000). Infanticide by male primates: the sexual selection hypothesis revisited. En C. P. van Schaik y C. H. Janson (Eds.), *Infanticide by males and its implications* (pp. 27-60). Cambridge: Cambridge University Press.
- van Schaik, C. P., y Brockman, D. K. (2005). Seasonality in primate ecology, reproduction, and life history: an overview. En D. K. Brockman y C. P. van Schaik (Eds.), *Seasonality in primates:*

- studies of living and extinct human and non-human primates* (pp. 3-20). Cambridge: Cambridge University Press.
- van Schaik, C. P., Hodges, K., y Nunn, C. L. (2000). Patternity confusion and the ovarian cycles of female primates. En C. P. van Schaik y C. H. Janson (Eds.), *Infanticide by males and its implications* (pp. 361-387). Cambridge: Cambridge University Press.
- van Schaik, C. P., Pradhan, G. R., y Van Noordwijk, M. A. (2004). Mating conflict in primates: infanticide, sexual harassment and female sexuality. En P. M. Kappeler y C. P. Van Schaik (Eds.), *Sexual selection in primates: new and comparative perspectives* (pp. 131-150). Cambridge: Cambridge University Press.
- van Schaik, C. P., y van Hooff, J. A. R. A. M. (1996). Toward an understanding of the orangutan's social system. En W. C. McGrew, L. F. Marchant y T. Nishida (Eds.), *Great ape societies* (pp. 3-15). Cambridge: Cambridge University Press.
- van Schaik, C. P., y van Noordwijk, M. A. (1985). Interannual variability in fruit abundance and the reproductive seasonality in Sumatran Long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Journal of Zoology*, 206(4), 533-549. doi: 10.1111/j.1469-7998.1985.tb03557.x
- van Schaik, C. P., van Noordwijk, M. A., y Nunn, C. L. (1999). Sex and social evolution in primates. En P. C. Lee (Ed.), *Comparative primate socioecology* (pp. 204-231). Port Chester, NY: Cambridge University Press.
- Wallis, J. (1985). Synchrony of estrous swelling in captive group-living chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology*, 6(3), 335-350. doi: 10.1007/bf02745505
- Watson-Capps, J. J. (2009). Evolution of sexual coercion with respect to sexual selection and sexual conflict theory. En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 23-41). Cambridge: Harvard University Press.
- Watts, D. P. (1991). Harassment of immigrant female mountain gorillas by resident females. *Ethology*, 89(2), 135-153. doi: 10.1111/j.1439-0310.1991.tb00300.x
- Watts, D. P. (1992). Social relationships of immigrant and resident female mountain gorillas. I. Male-female relationships. *American Journal of Primatology*, 28(3), 159-181. doi: 10.1002/ajp.1350280302
- Watts, D. P. (1997). Agonistic interventions in wild mountain gorilla groups. *Behaviour*, 134(1), 23-57. doi: 10.1163/156853997X00269
- Watts, D. P. (2003). Gorilla social relationships: a comparative overview. En A. B. Taylor y M. L. Goldsmith (Eds.), *Gorilla biology* (pp. 302-327). Cambridge: Cambridge University Press.
- Watts, D. P., Colmenares, F., y Arnold, K. (2000). Redirection, consolation, and male policing: how targets of aggression interact with bystanders. En F. Aureli y F. B. M. de Waal (Eds.), *Natural conflict resolution* (pp. 281-301). Berkeley: University of California Press.
- Wehr, T. A. (2001). Photoperiodism in humans and other primates: evidence and implications. *Journal of Biological Rhythms*, 16(4), 348-364. doi: 10.1177/074873001129002060
- Weingrill, T. (2000). Infanticide and the value of male-female relationships in mountain chacma baboons. *Behaviour*, 137(3), 337-359. doi: 10.1163/156853900502114
- Weingrill, T., Gray, D. A., Barrett, L., y Henzi, S. P. (2004). Fecal cortisol levels in free-ranging female chacma baboons: relationship to dominance, reproductive state and environmental factors. *Hormones and Behavior*, 45(4), 259-269. doi: 10.1016/j.yhbeh.2003.12.004
- Weissenböck, N. M., Schwammer, H. M., y Ruf, T. (2009). Estrous synchrony in a group of African elephants (*Loxodonta africana*) under human care. *Animal Reproduction Science*, 113(1), 322-327. doi: 10.1016/j.anireprosci.2008.07.003
- Weller, L., y Weller, A. (1997). Menstrual variability and the measurement of menstrual synchrony. *Psychoneuroendocrinology*, 22(2), 115-128. doi: 10.1016/s0306-4530(96)00037-6

- West, B. T., Welch, K. B., y Galecki, A. T. (2007). *Linear mixed models: a practical guide using statistical software*. London: Chapman & Hall.
- Whitehead, H. (1997). Analysing animal social structure. *Animal Behaviour*, 53(5), 1053-1067. doi: 10.1006/anbe.1996.0358
- Whitehead, H. (2008). *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. Chicago: University of Chicago Press.
- Wildt, D. E., Doyle, U., Stone, S. C., y Harrison, R. M. (1977). Correlation of perineal swelling with serum ovarian hormone levels, vaginal cytology and ovarian follicular development during the baboon reproductive cycle. *Primates*, 18(2), 261-170. doi: 10.1007/BF02383104
- Wiley, R. H., y Poston, J. (1996). Indirect mate choice, competition for mates, and coevolution of the sexes. *Evolution*, 50(4), 1371-1381. doi: 10.2307/2410875
- Wilson, H. C. (1992). A critical review of menstrual synchrony research. *Psychoneuroendocrinology*, 17(6), 565-591. doi: 10.1016/0306-4530(92)90016-Z
- Wilson, M., y Daly, M. (2009). Coercive violence by human males against their female partners. En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 271-291). Cambridge: Harvard University Press.
- Williams, G. C. (1996). *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton: Princeton University Press.
- Winfrey, A. T. (2001). *The geometry of biological time*. New York: Springer Verlag.
- Wittert, G., Or, H., Livesey, J., Richards, A., Donald, R., y Espiner, E. (1992). Vasopressin, corticotrophin-releasing factor, and pituitary adrenal responses to acute cold stress in normal humans. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*, 75(3), 750-755. doi: 10.1210/jc.75.3.750
- Wittig, R. M., Crockford, C., Lehmann, J., Whitten, P. L., Seyfarth, R. M., y Cheney, D. L. (2008). Focused grooming networks and stress alleviation in wild female baboons. *Hormones and Behavior*, 54(1), 170-177. doi: 10.1016/j.yhbeh.2008.02.009
- Wrangham, R. W. (1979). On the evolution of ape social systems. *Social Science Information*, 18(3), 336-368. doi: 10.1177/053901847901800301
- Wrangham, R. W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75(3), 262-300. doi: 10.1163/156853980X00447
- Wrangham, R. W. (1987). Evolution of social structure. En B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate societies* (pp. 282-296). Chicago: University of Chicago Press.
- Wrangham, R. W., y Muller, M. N. (2009). Sexual coercion in humans and other primates: the road ahead. En M. N. Muller y R. W. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: an evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 451-468). Cambridge: Harvard University Press.
- Yang, Z., y Schank, J. (2006). Women do not synchronize their menstrual cycles. *Human Nature*, 17(4), 433-447. doi: 10.1007/s12110-006-1005-z
- Zahavi, A. (1975). Mate selection--a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53(1), 205-214. doi: 10.1016/0022-5193(75)90111-3
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall
- Zaragoza, F., y Colmenares, F. (2002). Redirection of the aggression by the victim and the aggressor in hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) [Abstract]. *Folia Primatologica*, 76(6), 295. doi: 10.1159/000068329
- Zaragoza, F., y Colmenares, F. (2005). Intervention and postconflict affiliation in the hamadryas baboon (*Papio hamadryas hamadryas*) [Abstract]. *Folia Primatologica*, 76(1), 65-66. doi: 10.1159/00008245

- Zerbe, P., Clauss, M., Codron, D., Bingaman Lackey, L., Rensch, E., Streich, J. W., Hatt, J. M., y Müller, D. W. H. (2012). Reproductive seasonality in captive wild ruminants: implications for biogeographical adaptation, photoperiodic control, and life history. *Biological Reviews*, 87(4), 965-990. doi: 10.1111/j.1469-185X.2012.00238.x
- Zieler, T. E., Strier, K. B., y Van Belle, S. (2009). The reproductive ecology of South American primates: ecological adaptations in ovulation and conception. En P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann y K. B. Strier (Eds.), *South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation* (pp. 191-210). New York: Springer.
- Zinner, D., y Deschner, T. (2000). Sexual swellings in female hamadryas baboons after male take-overs: "deceptive" swellings as a possible female counter-strategy against infanticide. *American Journal of Primatology*, 52(4), 157-168. doi: 10.1002/1098-2345(200012)52:4<157::AID-AJP1>3.0.CO;2-L
- Zinner, D., Krebs, E., Schrod, A., y Kaumanns, W. (2006). Early sexual maturity in male hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) and its reproductive implications. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(4), 584-590. doi: 10.1002/ajpa.20344
- Zinner, D., Schwibbe, M. H., y Kaumanns, W. (1994). Cycle synchrony and probability of conception in females hamadryas baboons *Papio hamadryas*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35(3), 175-183. doi: 10.1007/BF00167957
- Zinner, D., van Schaik, C. P., Nunn, C. L., y Kappeler, P. M. (2004). Sexual selection and exaggerated sexual swellings of female primates. En P. M. Kappeler y C. P. van Schaik (Eds.), *Sexual selection in primates: new and comparative perspectives* (pp. 71-89). Cambridge: Cambridge University Press.
- Ziomkiewicz, A. (2006). Menstrual synchrony: fact or artifact? *Human Nature*, 17(4), 419-432. doi: 10.1007/s12110-006-1004-0
- Zuckerman, S. (1932). *The social life of monkeys and apes*. London: Routledge & Kegan Paul.
- Zuckerman, S. (1952). The breeding seasons of mammals in captivity. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 122(3), 827-950. doi: 10.1111/j.1096-3642.1952.tb00251.x